ALLGEMEINE MORPHOLOGIE DER GEWÄCHSE VON WILH: HOFMEISTER, ...

Wilhelm Friedrich Benedict Hofmeister

HANDBUCH

DER

PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

ERSTER BAND.

Zweite Abtheilung.

ALLGEMEINE MORPHOLOGIE DER GEWÄCHSE.

VON

WILH. HOFMEISTER.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.

PROSPECTUS.

Im Laufe dieses und der nächsten Jahre erscheint:

HANDBUCH
DER
PHYSIOLOGISCHEN BOTANIK

IN VERBINDUNG MIT

A. DE BARY, TH. IRMISCH UND J. SACHS

HERAUSGEGEBEN VON

WILH. HOFMEISTER.

VIER BÄNDE.

MIT ZAHLREICHEN IN DEN TEXT EINGEDRUCKTEN HOLZSCHNITTEN.

Seit länger als einem Menschenalter entbehrt die Botanik einer, Vollständigkeit anstrebenden Zusammenstellung der für die Pflanzenphysiologie bedeutungsvollen Thatsachen. Je reicheren Zuwachs die verschiedenen Zweige der Wissenschaft während der letzten Jahrzehende durch die Einzelforschung empfingen, je tiefer die Untersuchung in ihre Aufgaben eindringt, um so dringender und allgemeiner wird dieser Mangel empfunden. Immer fühlbarer wird die Schwierigkeit der Orientirung auf dem weiten Felde.

Die in der Ueberschrift Genannten haben sich zur Ausfüllung dieser empfindlichsten Lücke unserer wissenschaftlichen Hülfsmittel vereinigt. Die einzelnen Theilnehmer werden die Gebiete der physiologischen Botanik, auf welchen sie durch vieljährige eigene Forschung vorzugsweise heimisch sind, von dem angedeuteten Gesichtspunkte aus selbstständig bearbeiten. Jeder derartige Abschnitt wird als ein geschlossenes Ganze gesondert für sich erscheinen.

Der Umfang des Werks ist auf vier Bände von durchschnittlich je 40 Bogen, und in folgender Vertheilung des Stoffes veranschlagt:

Erster Band. Die Lehre von der Pflanzenzelle, von W. Hofmeister.
Allgemeine Morphologie der Gewächse, von demselben.
Die Lehre von der Sprossfolge, von Th. Irmisch.
Anatomie der Vegetationsorgane der Gefässpflanzen, von A. de Bary.

ALLGEMEINE

MORPHOLOGIE

DER GEWÄCHSE

VON

Friedrich Benedict

WILH. elm **HOFMEISTER**

O. PROF. DER BOTANIK DER UNIVERSITÄT HEIDELBERG.

MIT 134 HOLZSCHNITTEN.

LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1868.

Druck von Breitkopf und Härtel in Leipzig.

INHALTSVERZEICHNISS.

Allgemeine Morphologie der Gewächse.

§ 1.

Wachsthum; Bevorzugung bestimmter Richtungen desselben.

Jede Pflanze vermehrt ihr Volumen, so lange sie vegetirt; es werden neue Theile ihres Körpers gebildet, ohne dass zu gleicher Zeit und in gleichem Maasse ältere, schon vorhanden gewesene Theile desselben verloren gehen; sie wächst. Ist die Volumenzunahme eines Gewächses während der Zeiträume lebhaftester Vegetation, während der reichlichsten Assimilation, der stärksten Vermehrung der festen Masse eines Pflanzenkörpers auch in vielen Fällen eine nur geringe, so ist sie doch in allen Fällen wahrnehmbar. Die Abietineen, Taxineen, Eichen, Buchen und viele andere Bäume und Sträucher entfalten keine neuen Zweige und Blätter während der wärmsten Sommermonate. Ihre Knospen sind geschlossen, während ihre entfalteten Blätter die anorganischen Nährstoffe der Pflanze assimiliren und die assimilirte Substanz als Reservenahrung ablagern. Aber der Baum wächst während dieser Fristen dessen ungeachtet. Innerhalb der Knospenhüllen findet eine geringe Zunahme des Umfangs der angelegten Achsen und Blätter, findet die Anlegung neuer solcher Gebilde statt [1]; Stamm und Zweige des Baumes wachsen in die Dicke; die Thätigkeit des Holz und secundäre Rinde bildenden Cambium ist am lebhaftesten während des scheinbaren Stillstandes der Vegetation, welcher auf die Schliessung der terminalen und lateralen Knospen der im Frühling ausgetriebenen Zweige folgt. Eine Liliacee mit scharf umgränzten Perioden der Ruhe und der Thätigkeit der Vegetation, z. B. eine Hyacinthe, eine Kaiserkrone, bildet keine neuen oberirdischen Theile, und nimmt an Umfang der vorhandenen nicht mehr zu, nachdem ihre Früchte — lange vor der Reife — zur definitiven Grösse anschwollen. Wochenlang stehen dann noch die grünen Blätter in lebhafter Vegetation. Die Volumenzunahme der Pflanze erfolgt während dieser Zeit unterirdisch; die Anlagen der Zwiebeln, welche zur Entfaltung ihrer Herztriebe im nächsten Jahre bestimmt sind, schwellen gewaltig. Die Volumenzunahme ist nicht immer von Zunahme der festen Masse des Gewächses begleitet. Die raschesten Wachsthumsvorgänge, wie das Keimen von Samen, das Austreiben von Sprossen, deren Knospen eine längere Periode der Ruhe durchgemacht haben, vollziehen sich auf Kosten aufgespeicherter Vorrathsnahrung, unter Verlust an

---

1) Die Anlegung der meisten Laubblätter und die der Blüthen der Eichen, Ulmen, Celtis geschieht erst nach Mitte des der Blüthezeit vorausgehenden Sommers, die der Arten von Rubus erst im Spätherbst.

Trockensubstanz des Gewächses, in manchen Fällen selbst unter Verlust an solcher und an Wasser, so dass die wachsende Pflanze während des Wachsens am lebendigen Gewichte einbüsst. Aber jede Zunahme fester Substanz eines Gewächses, jede andauernde Assimilation von Aussen der Pflanze zufliessender Nährstoffe ist, soweit die Erfahrung reicht, mit einer Zunahme des Volumens der Pflanze verbunden.

Eine Abnahme des Gewichts wachsender Pflanzen, ein Verlust der Pflanze eines Theiles des in ihr enthaltenen Wassers, während ihr Umfang zunimmt, zeigen besonders deutlich einige Amaryllideen, deren Heimat lange regenlose Perioden hat. Die Zwiebeln der Spreckelia formosissima Herb. (Amaryllis formosissima L.) treiben aus, auch wenn sie, dicht an einem dauernd geheizten Ofen hängend, in sehr trockner Luft sich befinden. Die Samen von Haemanthus puniceus verlängern die basilaren Theile des Kotyledon, und entwickeln die embryonale Achse und deren erste Blätter zu einer Zwiebel, deren Umfang den des Samens übertrifft, auch wenn sie in sehr trockener Zimmerluft aufbewahrt werden. Der Gewichtsverlust dabei ist sehr beträchtlich. — Aber auch viele andere Sprossen und junge Blätter wachsen ohne Wasseraufnahme, und unter mässigem Gewichtsverlust durch beschränkte Verdunstung zu erheblichen Dimensionen. Eine in trockener Zimmerluft austreibende Zwiebel von Allium Cepa z. B. verringerte vom 13. März bis 15. April ihr Gewicht von 5,85 Gr. auf 4,53 Gr., während das Volumen von 9,8 CubC.M. auf 11 CubC.M., die Länge des längsten Blattes von 21 Mill. auf 205 Mill. wuchs.

Keine Pflanze, kein Pflanzentheil wächst nach allen Richtungen des Raumes mit der gleichen Intensität. Keine Pflanze hat während aller Perioden ihrer Existenz die Form einer Kugel. Selbst die einfachst gebauten einzelligen Algen, deren ausgebildete Individuen eine genau sphärische Gestalt haben, besitzen auf dem frühesten Entwickelungszustande der aus vegetativer Vermehrung, aus der Zellvermehrung durch Scheidewandbildung eines Individuum hervorgegangenen Einzelwesen die Form einer Halbkugel, oder einer Kugelpyramide, oder eines Kugelquadranten. Die planen Flächen, durch welche die junge einzellige Pflanze zum Theil umgränzt ist, runden sich zu doppeltgekrümmten Flächen ab, um der Zelle die Kugelgestalt des mütterlichen Individuum zu geben. Dies geschieht, indem in den Richtungen senkrecht auf den Mittelpunkten der planen Flächen die Pflänzchen rascher an Ausdehnung zunehmen, indem hier die Membran der Aussenfläche des Pflanzenkörpers intensiver wächst, als in allen anderen Richtungen und an allen anderen Stellen. Diese Richtungen des Wachsthums sind bevorzugt. Alle Gewächse nur einigermaassen zusammengesetzten Baues, auch sehr viele einzellige (z. B. die Siphoneen; die chlorophyllhaltigen, wie Vaucheria, Bryopsis, Caulerpa ebenso gut als die chlorophyllosen, wie Saprolegnia, Aphanomyces) zeigen in allen Theilen auf das Augenfälligste die dauernde Förderung einer Richtung des Wachsthums vor allen Uebrigen. Zeitweilig kann die Bevorzugung dieser dauernd begünstigten Wachsthumsrichtung zurücktreten. Das Blatt einer Palme, einer Cycadee, eines Farrnkrauts wächst während seiner Entfaltung ungleich rascher in der Längsrichtung seines Stieles, als der dasselbe tragende Stamm in die Länge wächst. Der Stamm der Isoëten wächst während einer Vegetationsperiode sehr beträchtlich in die Dicke, sehr wenig in die Länge. Aber auf die Dauer überwiegt entschiedenst die zeitweilig zurückgetretene Wachsthumsrichtung.

Das Wachsthum einer Pflanze oder eines der Form nach vom Körper der Pflanze abgegliederten Pflanzentheils in der dauernd begünstigten Richtung der Volumenzunahme ist das Längenwachsthum derselben. Die Richtung, in

welcher es erfolgt, ist die Längslinie oder Achse, beziehentlich die Hauptachse oder primäre Achse der Pflanze oder des Pflanzentheils. Der Endpunkt der Achse, an welchem das Wachsthum fortschreitet, ist ihr Scheitel. Das Wachsthum in sämmtlichen auf der Achse senkrechten und zu ihr geneigten Richtungen ist das transversale Wachsthum oder Dickenwachsthum im weiteren Sinne, welches sich aus der Zunahme des Volumens in radialer und tangentaler Richtung zusammensetzt. Erfolgt das transversale Wachsthum in einer der radialen Richtungen mit grösster, und in einer zu dieser verticalen Richtung mit geringster Intensität, so wird jenes als Breitenwachsthum, dieses als Dickenwachsthum im engeren Sinne bezeichnet. Die Verhältnisse der drei Componenten der Volumenzunahme zu einander bestimmen die Form des wachsenden Pflanzentheils. Er wird z. B. zum Rotationskörper, wenn das Dickenwachsthum innerhalb jeder zur Achse senkrechten Durchschnittsebene in allen Richtungen gleichmässig ist; zum Paraboloïd oder Kegel, wenn dieses Dickenwachsthum in der Richtung des fortschreitenden Längenwachsthums allmälig abnimmt. Ein Vorwiegen des transversalen Wachsthums nach zwei entgegengesetzten Richtungen macht den Pflanzentheil zweischneidig, platt, blattförmig; eine Förderung desselben nach mehreren divergenten Richtungen macht ihn polygonal.

Die Verhältnisse der Intensität des Dicken- oder Breitenwachsthums zu der des Längenwachsthums eines in der Entwickelung begriffenen Pflanzentheils ändern sich häufig im Laufe der Entwickelung. Das Dickenwachsthum oder Breitenwachsthum ist sehr oft auf frühen Entwickelungsstufen im Verhältnisse zum Längenwachsthume weit intensiver, als auf späteren. Ein Stängel, dessen jüngstes Endstück die Gestalt eines Paraboloïds hat, geht in seinen älteren Theilen in die eines Kegels, weiterhin eines Cylinders über, z. B. bei Laubmoosen, Gräsern, Equiseten. Ein Blatt, dessen Fläche im jüngsten Zustande von dreieckigem Umrisse ist, wird bei weiterer Entwickelung linear, bandförmig, z. B. der obere Theil der Blätter der meisten Gräser. Geht diese zeitige Begünstigung des transversalen Wachsthums bis zum Ueberwiegen desselben über das longitudinale Wachsthum, und äussert sich jenes in zur Achse einwärts (in gegen den Scheitel der Achse spitzen Winkeln) geneigten Richtungen, so erheben sich die Theile der Oberfläche des wachsenden Gebildes, welche dem Achsenscheitel desselben seitlich angränzen, über diesen Scheitel. Ein platter Pflanzentheil erhält eine Einbuchtung des vorzugsweise wachsenden Randes (des Vorderrandes); ein Pflanzentheil, dessen Querschnitt keine beträchtliche Differenz der verschiedenen Durchmesser darbietet, eine Einsenkung des vorzugsweise wachsenden Endes (des Vorderendes). Den Grund der Einbuchtung oder Einsenkung nimmt der Scheitel der Pflanze oder des Pflanzentheils ein. Beispiele solcher Bildungen sind für einzellige Pflanzentheile die von einer zu Anfang aufwärts gerichteten, schirmförmigen Ausbreitung umgebene Spitze des Stammes der einzelligen Alge Acetabularia [1]; für Pflanzen, welche bei der Anlegung der Einbuchtung aus einer einfachen Zellschicht gebildet sind, die Prothallien von Farnen, insbesondere die sich verzweigenden der Ceratopteris und verwandter Formen (§. 6); für aus zwei oder mehr Zellschichten bestehende flache Pflanzentheile die Stängel der Marchantieen und Riccieen; für massige, säulenförmige Pflanzentheile

1) Vergl. Nägeli, Algensysteme. Taf. 3. Fig. 1 ff., und besonders Woronin in Ann. sc. nat. 4. Ser. 16, Taf. 5. 7.

die Stammenden von Polytrichum, Pteris, von blattlosen Euphorbien, von Echinocacten und Mammillarien, endlich die Achsen solcher Blüthen, welche einen sog. unterständigen Fruchtknoten entwickeln. In allen Beispielen der letzteren Kategorie ist der Scheitel des Pflanzentheils umgeben von einem Ringwall, welchem die seitlichen Sprossungen (Seitenachsen oder Blätter) inserirt sind; so dass diese Sprossungen auf der Aussenböschung und dem oberen Rande, und in vielen Fällen selbst noch auf der Innenböschung des Walles stehen.

Die Benennung: primäre Achse wird auf den ganzen Pflanzenkörper übertragen, soweit er in der Richtung der ursprünglichen Längslinie sich entwickelt. Hauptachse, Stamm, Hauptstängel sind unter sich, aber nicht nothwendig mit »primärer Achse« gleichbedeutende Ausdrücke.

Die Hauptachse liegt nicht nothwendig in der Richtung des grössten Durchmessers einer Pflanze oder eines Pflanzentheils auf einem gegebenen Entwickelungszustande, insbesondere nicht auf dem Zustande definitiver, weiteren Wachsthums nicht mehr fähiger Ausbildung des Objects. So bei vielen der einzelligen Desmidieen, z. B. bei den kleineren Arten von Xanthidium und Staurastrum, bei denen von Arthrodesmus [1]; sie steht auf dem grössten Durchmesser der einzelnen Individuen senkrecht bei den meisten Diatomaceen. Ebenso bei den platten, kuchenförmigen Anschwellungen der Stammbasis vieler Arten von Dioscorea, den Stämmen von Isoëtes lacustris, den Prothallien von Polypodiaceen, manchen Blumenblättern, den schildförmigen Haargebilden, wie sie z. B. bei Elaeagnus vorkommen, bei flachen und hohlen Achsen von Blüthen (Rosa z. B.) und Inflorescenzen (Dorstenia ceratosanthos, Ficus z. B.), bei den Antheridienständen von Fegatella und Targionia. Aber in allen diesen und ähnlichen Fällen ohne Ausnahme ist im Jugendzustande des Gebildes eine erste Entwickelungsrichtung entschieden vorwiegend; nur später durch neue hinzutretende Entwickelungsrichtungen überflügelt. Und in den ersteren der oben als Beispiele angeführten Fälle, wie in allen Fällen stetiger, unbegränzter Wachsthumsfähigkeit einer (relativen oder absoluten) Hauptachse übertrifft innerhalb längerer Zeitabschnitte die Volumenzunahme in Richtung der Hauptachse weit diejenige in den von ihr divergirenden Richtungen.

Der Fall, dass bei dem Wachsthum des gesammten Pflanzenkörpers (nicht einzelner abgegliederter Theile eines solchen) sämmtliche innerhalb einer Ebene liegende Wachsthumsrichtungen gleichmässig begünstigt sind, ist selten und auf Gewächse einfachster Organisation beschränkt; z. B. auf die Individuen der hohlkugeligen oder planen Volvocinenfamilien, auf die der Hohlnetze des Hydrodictyon und verwandter Formen, auf die eine ächte Zellenfläche bildenden Coleochaeten [2]) und ähnlich wachsende Bildungen aus dem Verwandtschaftskreise der Florideen [3].

§ 2.

Sprossungen verschiedener Dignität.

Das Längenwachsthum hält bei nur wenigen Pflanzenformen einfachsten Baues einzig und allein die ursprünglich eingeschlagene Richtung andauernd ein. Bei solchen Gewächsen erfolgt das Wachsthum ausschliesslich in Richtung der stetig sich verlängernden Hauptachse. So bei den meisten Diatomeen und Desmidieen (besonders anschaulich an den zu Zellenreihen sich entwickelnden, wie Melosira, Desmidium), bei den meisten Zygnemaceen und Oscillatorineen, bei den Oedogonien. In der grossen Mehrzahl der Fälle treten zu der primär bevorzugten Richtung des Wachsthums neue, von dieser divergirende Richtungen hinzu; es

1) Vergl. Ralfs, Brit. Desmidieae. Taf. 19—23. — 2) Pringsheim, dessen Jahrbüchern, 2, Taf. 1, Fig. 4. — 3) Melobasieen ex parte: Rosanoff in Mém. Soc. Cherbourg 12, 1866.

bilden sich Sprossungen, Auszweigungen des Pflanzenkörpers [1]. Aus der Oberfläche des Pflanzenkörpers wachsen neue Theile, neue Gebilde [2] hervor.

Die grosse Mehrzahl der Pflanzen, welche regelmässig Sprossungen in neuen Wachsthumsrichtungen entwickeln, differenziren ihre Körpersubstanz in Vegetationspunkte und Dauergewebe (S 128) und zeigen ein Wandern der primären und secundären Vegetationspunkte [3] in bestimmten Richtungen. Die Orte der intensivsten Zunahme des Volumens sind in stetem Vorrücken begriffen; sie nehmen z. B. die apicale Region der wachsenden Gebilde ein; mehr oder weniger weit von der Spitze rückwärts reichend und nicht immer an der Spitze selbst das intensivste Wachsthum zeigend. An allen solchen Gewächsen kann, zunächst an der primären Achse, und auf diese bezogen an allen übrigen Sprossungen, vorderes und hinteres Ende, Spitze und Basis mit Leichtigkeit unterschieden werden. Die Linie von der Mitte der Basis zur Mitte der Spitze eines Pflanzentheils ist dessen Längslinie.

Die neue Richtungen einschlagenden Sprossungen sind an der nämlichen Pflanze meistens von verschiedener Art; sie sind ungleicher Dignität, verschiedenen Ranges. In erster Reihe und am Allgemeinsten treten Sprossungen auf, welche die Entwickelung der primären Achse im Wesentlichen wiederholen. Sie sind dieser ähnlich in der Art des Wachsthums, in der relativ langen Dauer der Entwickelungsfähigkeit; und in den Fällen, in welchen der primären Achse seitliche Sprossungen noch anderer, geringerer Dignität (Blätter, Haare) zukommen, ähneln sie ihr durch den Besitz der Fähigkeit, ebenfalls Blätter und Haare hervorzubringen [4]. Solche Sprossungen können unterhalb des wachsenden Vorderendes einer gegebenen Achse auftreten, und sind dann seitliche; oder sie können in Zwei- oder Mehrzahl auf und aus der Scheitelgegend derselben sich entwickeln, so dass die bisher eingehaltene Entwickelungsrichtung aufgegeben wird und eine ächte Gabelung, eine Dichotomie, Trichotomie u. s. w. des Achsen-

---

1) Ich brauche die Ausdrücke »Sprossung« und »Auszweigung« für jeden aus der Oberfläche des bereits vorhandenen Pflanzenkörpers neu hervorwachsenden Theil; im Gegensatze zu der Bedeutung des Wortes »Spross« als eines in einer und derselben Richtung entwickelten Stängelgebildes sammt den aus ihm hervorgewachsenen appendiculären Bildungen; oder der Bedeutung des Wortes »Zweig« als einer Nebenachse höherer Ordnung. Die Berechtigung zu der verschiedenartigen Anwendung der durch die Endsylbe verschiedenen Worte nehme ich aus dem Gebrauche unserer Sprache, welche mit Bezeichnungen wie z. B. Heilung und Heil, Steigung und Steig, in den ersteren Fällen weit generellere Begriffe verbindet, als in den zweiten.

2) Es wurden bisher in der botanischen Literatur gemeinhin sowohl solche Theile des Pflanzenkörpers als Organe bezeichnet, welche eine von den übrigen Theilen desselben abgegliederte Form besitzen, als auch solche, welche bestimmte, eigenartige Verrichtungen vollziehen. Letztere auch dann, wenn sie nur deutlich umgränzte Stellen eines besonders gestalteten Theiles sind; so z. B. die Honigseim ausscheidenden Stellen der Vorderflächen der Perigonialblätterbasen von Fritillaria imperialis. Ich erachte das erstere Verfahren, den Gebrauch solcher Ausdrücke wie Achsenorgan, Blattorgan für unzweckmässig, und ziehe vor, statt dessen Achsengebilde, Blattgebilde zu sagen. — 3) Vergl. S. 129.

4) Es giebt primäre Achsen, welche — bei überhaupt sehr begränzter Entwickelungsfähigkeit — der Blatt- und Haarbildung entbehren: diejenigen der Embryonen von Gefässkryptogamen. Die einzige seitliche Sprossung einer solchen primären embryonalen Achse wird zur ersten blättertragenden, zur relativen Hauptachse der Pflanze. Ferner die Vorkeime der Laubmoose, an denen die blättertragenden Achsen stets als seitliche Sprossungen entstehen, und die der Characeen, von denen das Gleiche gilt (vgl. Pringsheim in dessen Jahrb. 3, 303).

endes entsteht. — Solche Sprossungen, die seitlichen sowohl als auch die gabeligen, sind Achsen späterer Ordnung (in Bezug auf die primäre Achse als Achse 1. Ordnung, Achsen 2. Ordnung); Nebenachsen, Seitenachsen[1]). Sie sind gemeinhin der weiteren und wiederholten Auszweigung in der nämlichen Weise, und somit der Hervorbringung von Nebenachsen weiterer Ordnungen fähig. Wird die Hauptachse (Achse 1. Ordnung) als Stamm bezeichnet, so sind die Achsen 2. Ordnung dessen Aeste, die der 3. und folgenden Ordnungen Zweige. — Die Bezeichnungen: Achsengebilde, Stammgebilde, Stängelgebilde werden gleichbedeutend gebraucht.

An den Achsengebilden, an Hauptachsen sowohl als an Nebenachsen, treten bei den meisten Pflanzen seitliche Sprossungen relativ begrenzteren Wachsthums, meist auch abweichender Gestalt und kürzerer Lebensdauer auf: Blattgebilde. Sie sprossen stets erheblich unterhalb der Spitze des Achsengebildes über die Aussenfläche desselben hervor. Sie selbst sind seitlicher Auszweigung fähig; selbst wiederholter solcher Auszweigung. Diese Sprossungen der Blattgebilde liegen meistens, doch keineswegs immer, in einer und derselben Ebene.

Endlich finden sich in weiter Verbreitung Sprossungen noch späterer Entstehung, noch begränzteren Wachsthums und noch einfacheren Baues, welche sowohl an Stängel- als an Blattgebilden vorkommen: Haargebilde. Auch sie können seitliche Auszweigungen, Sprossungen höherer Ordnung bilden. Blattgebilde und Haargebilde sind der Natur ihrer Entstehung nach stets seitliche, appendiculäre Bildungen; die Blätter solche ersten, die Haargebilde solche zweiten Grades.

Die Unterschiede der dreierlei Sprossungen: Stängel, Blätter und Haare, sind relative. Die Entscheidung der Frage, ob ein gegebener Pflanzentheil zu einer dieser drei Classen gehöre, wird vor Allem bedingt durch den Reichthum der Ausstattung der betreffenden Pflanzenform mit Sprossungen verschiedener Dignität. Hat eine Pflanzenart nur einerlei seitliche Sprossungen, so müssen dieselben als Nebenachsen aufgefasst werden. So sind z. B. die Auszweigungen zweiter und höherer Ordnung des einzelligen Pflanzenkörpers einer Vaucheria, des aus Zellenreihen bestehenden Körpers einer Cladophora sammt und sonders als Zweige zu betrachten. Die seitlichen Sprossungen von eng begränzter Entwickelungsfähigkeit der Arten von Bryopsis und von Caulerpa, neben denen auch Auszweigungen der Hauptachse (Zweige) vorkommen, deren Entwickelungsfähigkeit minder begränzt ist, und die gleich der Hauptachse begränzte Sprossungen jener Art hervorbringen, müssen als Blätter gelten. Bei reicher Ausstattung einer Pflanzenform mit seitlichen Sprossungen sehr verschiedener Gestalt müssen die Fingerzeige benutzt werden, welche die Entwickelungsgeschichte, und welche die Analogieen mit ähnlichen Arten darbieten.

Die Ermittelung des Verhältnisses der Entwickelungsfähigkeit differenter Sprossungen einer Pflanze zu einander hat vielfach praktische Schwierigkeiten. Solche Schwierigkeiten sind vor Allem darin begründet, dass ganz in der Regel Sprossungen niederer Dignität innerhalb kurzer Zeitabschnitte ein weit lebhafteres Wachsthum besitzen, als die Sprossungen höherer Dignität,

---

1) Ein Ausdruck, welcher auch für ächte Gabelzweige zulässig ist; denn wenn diese auch auf dem Gipfel der Achse früherer Ordnung entstehen, so sind doch ihre Richtungen seitlich divergirend von der Richtung jener.

aus denen sie entspringen. Im Allgemeinen eilt das Wachsthum jener auf den früheren Entwickelungsstufen demjenigen dieser beträchtlich voraus (S. 414). Die lange — oft relativ unbegränzte — Dauer und die in längeren Zeitabschnitten absolut beträchtlichere Volumenzunahme der Gebilde höheren Ranges kann nur durch lange, unter Umständen viele Jahre hindurch fortgesetzte Beobachtung ermittelt werden. Das Maass der Längenentwickelung der Blätter vieler Farrnkräuter übertrifft oft Jahrzehende lang dasjenige des Stammes, welcher von hinten her abstirbt und verwest, während er an der Spitze stetig sich verlängert (extreme Beispiele: die windenden Blätter von Lygodium scandens, die Blätter der Arten von Angiopteris, unter den Einheimischen die von Aspidium filix mas). Die Enden der Blätter von Gleichenien und Mertensien[1]) beendigen ihre, von Pausen der Ruhe unterbrochene Längsentwickelung erst nach mehreren Vegetationsperioden; einige Mertensien (M. dichotoma z. B.) bewurzeln dabei die auf dem Boden liegenden Blätter reichlich[2]). Die Blätter von Guarea trichilioïdes wachsen beim Eintritt der zweiten Vegetationsperiode an der Spitze ein Stück weiter[3]). — Andererseits ist das Wachsthum vieler Seitenachsen eng begränzt und dabei sind sie den Blättern der meisten Gewächse ähnlich gestaltet; so z. B. bei Asparagus, Ruscus, Xylophylla Phyllanthus, Phyllocladus.

Die Erfahrung hat bisher ausnahmslos gelehrt, dass in allen solchen, im Moment der unmittelbaren Beobachtung zweifelhaften Fällen die mikroskopische Untersuchung der in Entfaltung begriffenen Extremitäten der Sprossen in der Aufeinanderfolge der Entstehung der Gebilde verschiedenen Ranges ein sicheres Mittel zur Bestimmung dieses Ranges gewährt.

Die am terminalen Vegetationspunkte einer Achse über die Aussenfläche des Achsenendes hervortretenden Sprossungen: Nebenachsen, Blatt- und Haargebilde, ordnen sich in Bezug auf Zeit und Ort ihres Sichtbarwerdens ihrem Range entsprechend. Neue Nebenachsen erheben sich aus der Fläche des Vegetationspunktes früher, dem Scheitel desselben näher, als die jüngsten Anlagen von Blättern. Die weitere Entwickelung der jüngsten Blätter eilt gemeinhin derjenigen der mit ihnen auf gleicher Höhe stehenden Seitenachsen beträchtlich voraus. Die Anlagen der Seitenachsen können lange Zeit in einem ruhenden Zustande, als sehr wenig hervorragende Prominenzen der Hauptachse, als sehr niedrige Hügel aus gleichartigem Zellgewebe verharren. Aber nirgends ist es gelungen, das Hervorsprossen einer Seitenachse unterhalb bereits angelegter Blätter einer Hauptachse zu beobachten[4]). Die zeitigst auftretenden Haargebilde sprossen aus der Achse erst nach dem Hervorwachsen und unterhalb der Einfügungsstellen der jüngsten Blattanlagen hervor. Da die Ursprungsstelle des jeweilig jüngsten Blattes stets tiefer liegt, als der Ort, an welchem eine jüngste Nebenachse über den Umfang des Achsenendes heraustritt, so kann jede in der Region des Vegetationspunktes erfolgte Anlegung seitlicher Achsen als eine Theilung der nackten, die jüngsten Blattanlagen überragenden Spitze des Stängels

---

1) A. Braun, Verjüngung, p. 123. — 2) Kaulfuss, Wesen der Farrnkr. p. 36. — 3) Abbild. bei Schacht, Beitr. z. Anat. Berlin 1854, p. 23.

4) Pflanzen, welche für die Prüfung dieses Verhältnisses besonders sich eignen, sind Casuarina, Dianthus, Orchis Morio, Salix und ganz besonders die Inflorescenzen von Triticeen und manchen Papilionaceen. An der Hauptachse der Inflorescenz von Secale cereale, Elymus arenarius erkennt man (im März vor der Blüthe) mit grösster Sicherheit, dass die Achsen 2. Ordnung des Blüthenstandes früher über die Aussenfläche der Hauptachse desselben hervortreten, als ihre, rudimentär bleibenden aber auf frühen Entwickelungsstufen deutlich vorhandenen Stützblätter. Ebenso zu Ende März und Anfang April an der Inflorescenz von Amorpha fruticosa. Die halbkugeligen Anfänge der seitlichen Achsen der Traube sind früher sichtbar, als der spitzlichen Stützblätter.

aufgefasst werden[1]. Gabelige Theilung eines Achsenendes und die Anlegung lateraler Nebenachsen fallen damit unter den gleichen Gesichtspunkt: sie sind nur quantitativ verschieden. Tritt eine neue Wachsthumsrichtung in der unmittelbarsten Nähe des Scheitelpunktes einer gegebenen Achse ein, so kann durch rasches Dickenwachsthum der neuen Sprossung der wachsende Scheitel der Achse zur Seite, aus der bisherigen Richtung heraus gedrängt werden. Die Richtung der Fortentwickelung desselben wird dann ebenso gut von der ursprünglichen Richtung der Achse divergiren, als diejenige der lateral angelegten Achse, und die Verzweigung wird eine Gabelung des Endes der primären Achse darstellen. — Umgekehrt kann, nachdem das Ende einer wachsenden Achse in zwei genau gleichwerthige Gabelzweige auseinander getreten ist, die stärkere Entwickelung des einen den anderen zur Seite schieben. Dann wird jener als directe Fortsetzung der Hauptachse, dieser als Seitenachse sich darstellen.

Die oben ausgesprochene Regel hat sich bis jetzt als ausnahmslos gültig erwiesen. Jede Untersuchung wachsender Achsenenden, an denen Haarbildungen neben Blattbildungen sich finden, erwies aufs Neue ihre Gültigkeit. In anschaulichster Weise stellt das angegebene Verhältniss an den Stammenden derjenigen Farrnkräuter sich dar, welche dreizählig-schraubenlinige Blattstellung und wenig entwickelte Stängelglieder besitzen, wie Aspidium filix mas, Asp. spinulosum (vgl. die Abbild. S. 130). Das dem Stammscheitel nächste Haar, in der Figur das oben stehende, ist von diesem weiter entfernt, als die innere Gränze der Blattanlage B[2]). Weitere Beispiele: bei Laub- und Lebermoosen (Polytrichum formosum, Catharinea undulata, Plagiochila asplenioïdes) treten die neu hervorsprossenden Haare erst unterhalb derjenigen Stellen aus der wachsenden Stängelspitze hervor, an denen die jüngsten Blätter über deren Aussenfläche sich erheben[3]). Utricularia vulgaris trägt auf Stängel und Blättern zahlreiche kurze Haare mit kopfförmigen Enden. Auf den jüngsten Blättern und den flach kegelförmigen Stängelscheiteln kommen deren keine vor. Und so bei allen reich behaarten Gefässpflanzen, die darauf untersucht wurden.

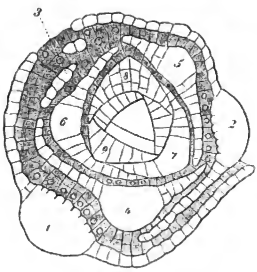


Fig. 59.

Das Verhältniss der ächten Gabelung einer Achsenspitze zur Bildung von Seitensprossen lasst sich an den, typisch sich gabelig verzweigenden flachen Stängeln der Jungermanniee

Fig. 59. Scheitelansicht des Vegetationspunktes eines Stammes von Catharinea undulata. Die Blätter sind sämmtlich dicht über der Basis durchschnitten, und mit Ausnahme der 2 jüngsten, durch Ziffern, ihrer Entstehungsfolge entsprechend, bezeichnet. Die jüngsten Haare, durch Kreise angedeutet, treten erst unterhalb der Blätter 7 und 8 auf.

1) Der Begründer dieser Anschauung ist Pringsheim, Bot. Zeit. 1853, p. 609: »Aus einer »Anzahl eigener Untersuchungen . . . . geht mir ganz bestimmt hervor, dass die seitlichen »Knospen bereits vorhanden sind, bevor noch das nächsthöhere Blatt, welches unmittelbar auf »ihr Stützblatt folgt, angelegt ist. . . . Es möchte die durch Entwickelung und Ausbildung von »Axillarknospen bedingte Verzweigung in vielen, vielleicht in allen Fällen auf eine fortgesetzte »Theilung der Achsenspitze zurückzuführen sein. . . . Wo eine solche Zweitheilung eintritt, »erfolgt nicht immer eine gleichmässige Ausbildung der getrennten Hälften. In der grösseren »Zahl der Fälle tritt eine vorwiegende Ausbildung der einen ein.«

2) Hofmeister in Abh. Sächs. G. d. Wiss. 5, p. 646. — 3) Derselbe in Pringsheims Jahrb. 3, Taf. 8, Fig. 2, 3, 7.

Metzgeria furcata deshalb mit besonderer Sicherheit ermitteln, weil hier, in dem übersichtlichen Zellennetze, die Stellung der jüngst entstandenen Scheidewände an den Orten lebhafter Zellvermehrung die Richtung des vorausgegangenen intensivsten Wachsthums leicht erkennen lässt (S. 129). Treten unmittelbar am Scheitelpunkte des Stängels, der von einer einzigen dreiseitig-tafelförmigen Zelle eingenommen wird, zwei von der bisherigen Längslinie des Stängels und von einander divergirende neue Wachsthumsrichtungen gleicher Intensität auf, so wird die Scheitelzelle durch eine Längswand halbirt, welche die Längslinie des Stängels in sich aufnimmt [1]). Ist die Intensität einer der beiden Wachsthumsrichtungen geringer, welche in der von der Scheitelzelle selbst eingenommenen apicalsten Region des Stängels auftreten, so wird die Scheitelzelle durch eine Schrägwand getheilt, welche — wie bei dem gewöhnlichen Fortwachsen des Stängels (S. 130) — eine vierseitige Gliederzelle als Anfangszelle des schwächer sich entwickelnden Zweigs von der dreiseitigen Anfangszelle des stärkeren abscheidet. In der vierseitigen Zelle beginnt dann mit der Bildung einer, die eine Seitenwand schneidende Schrägenwand, die selbständige Zellvermehrung des schwächeren Sprosses; aus der fast genau apicalen dreiseitigen Zelle bildet sich der stärkere Spross. Tritt eine neue Wachsthumsrichtung einige Zellen weit unterhalb des Scheitels auf, so wird eine der vierseitigen Randzellen zur Anfangszelle eines neuen Seitensprosses [2]); und wenn sich (ein Ausnahmefall) in rascher Aufeinanderfolge jederseits unter dem Stängelende eine solche seitliche Auszweigung bildet, dann kommt es zur Trichotomie; bei baldigem Verkümmern des Endes der Hauptachse zur unächten Dichotomie, deren beide zur Entwickelung gelangenden Aeste aus Randzellen des Stängels entspringen, welche von dessen Scheitelpuncte ziemlich weit entfernt sind [3]). — Aehnliche Verhältnisse bieten die Stängel der Selaginellen mit vierzeiliger Blattstellung. Bei S. hortensis treten in der Regel bei Bildung neuer Zweige dicht am Scheitelpunct des Stängelendes zwei neue, seitlich spreizende, Wachsthumsrichtungen von gleicher Intensität auf. Die zweiflächig zugeschärfte Scheitelzelle des Stängelendes wird zunächst durch eine Längswand getheilt. Dann verbreitert sich das Stängelende, während welchen Wachsthumes die dasselbe krönenden Zellen wiederholt durch, jener Wand parallele, Längswände sich theilen. Der Stängelscheitel wird zu einer Querreihe von Zellen; sein Umriss breit spatelförmig. Aus den stumpfen Ecken erheben sich die neuen Sprossungen; in den dreieckigen Zellen von Form eines aus dem Scheitel eines Paraboloïds geschnittenen Keils, die diese Ecken einnehmen, tritt die Reihe von Theilungen durch wechselnd nach rechts und links geneigte Wände ein, durch welche die Zellvermehrung wachsender Stängelenden von Selaginellen eingeleitet wird; und noch geraume Zeit wachsen die beidenneuen Gabelzweige mit völlig gleicher Intensität, so dass das nackte, die jüngsten Blätter überagende Stängelende eine zweilappige Form erhält [4]). Erst weiterhin wächst der eine Gabelzweig stärker, als der andere, und drängt diesen zur Seite. Der stärker sich entwickelnde Ast ist bei fortgesetzter Auszweigung eines gegebenen Sprosses abwechselnd der nach rechts und der nach links gerichtete. Bei anderen Selaginellen, z. B. bei S. stolonifera, Martensii, tritt die Förderung der Entwickelung des einen Gabelzweigs weit früher hervor. — In der grossen Mehrzahl der Fälle ist bei der Anlegung neuer Achsen am nackten Stängelende die Tendenz des Stängels zum Fortwachsen in der bisher eingehaltenen Richtung so ganz überwiegend, dass vom ersten Moment an nur e i n e neue Wachsthumsrichtung hervortritt, während der Stängelscheitel in der ursprünglichen Richtung kräftig fortwächst. Der Zweig erscheint von seinem ersten Auftreten an als seitliche Bildung; wo er auf eine Anfangszelle zurückgeführt werden kann, wie bei Laubmoosen, da liegt diese weit seitab von der Längslinie der Hauptachse [5]).

---

1) Hofmeister, vgl. Unters. Taf. 4. Fig. 8; N. C. Müller (Wiesb.) in Pringsheims Jahrb. 5, Taf. 32, Fig. 51. — 2) Kny, in Pringsh. Jahrb. 4, p. 67, Taf. 5, Fig. 6, 8.

3) Kny a. a. O. Taf. 5, Fig. 2. Der Verfasser giebt seinen Beobachtungen eine andere Deutung; ich halte die Richtigkeit der oben ausgesprochenen für selbstverständlich.

4) Hofmeister, vgl. Unters. 116, Taf. 23, Fig. 4—11.

5) Vergl. Hofmeister, in Pringsh. Jahrb. 3, 271, Taf. 8. Fig. 13.

Ein vom Pflanzenkörper abgegliederter Theil, der im Zustande eines Vegetationspunktes befindlich ein Stängelgebilde aus sich hervorsprossen lässt, kann nicht ein Blattgebilde, sondern muss selbst ein Stängelgebilde sein. Dieser Satz findet Anwendung auf die blattähnlich gestalteten Theile mancher Blüthenpflanzen, welche die Blüthen tragen. Blüthen sind an den Enden von Stängeln stehende, der geschlechtlichen Fortpflanzung dienende Blattgebilde; selten Einzelblätter (wie z. B. bei Arum), meist eine Zusammenordnung von Blättern, der Art gruppirt, dass bei Vorhandensein der beiderlei Fortpflanzungsorgane, der Frucht- und der Staubblätter, in einer und derselben Blüthe die Fruchtblätter das Centrum derselben einnehmen. Der Pflanzentheil, welchem die Blattgebilde der Blüthe eingefügt sind, ist unter allen Umständen eine Achse. Das Gebilde, welchem die Blüthen aufsitzen, ist somit ebenfalls ein Stängel, möge seine Form und seine Beschaffenheit sein, welche sie wollen.

Einige Beispiele: Die Achse, welche die Blüthen trägt, ist von auffallend blattähnlicher Beschaffenheit bei den Arten der Gattung Xylophylla. Die Blüthen werden in der frühesten Jugend des, zu dieser Zeit auf den Querschnitt noch elliptischen, platten Zweiges, je eine oberhalb der Mittellinie eines kleinen, dreieckigen, sehr zeitig vertrocknenden Blattes angelegt. — Die Blüthenstände von Ruscus Hypoglossum und R. aculeatus sind blattähnlichen, in den Achseln kleiner trockenhäutiger Blätter stehenden Zweigen eingefügt, jeder durch ein Blatt gestützt, welches bei R. Hypoglossum von jenem blattartigen Zweige nur durch geringere Grösse abweicht. Bei Ruscus racemosus tragen die ähnlich gestalteten platten Zweige keine weiteren Auszweigungen[1]). Blattähnlich gestaltet sind die Enden der Seitenachsen niederer, und die Achsen höchster Ordnung bei Phyllocladus. Zwischen ihnen und den, als Inflorescenzen endigenden Zweigen besteht völlige Uebereinstimmung in Bezug auf die Stellung, und finden sich allmälige Uebergänge der Form. — Die Inflorescenz der Aroïdee Spadicarpa platyspatha besteht aus einem blattartig gestalteten Gebilde, an dessen Oberseite die Blüthen der dicken Mittelrippe aufsitzen. Diese Rippe ist die, dem Hüllblatte angewachsene Inflorescenzachse; Dieffenbachia Seguina, Arum ternatum, Ambrosinia Bassii und Pistia Stratiotes bieten Uebergänge: die Inflorescenzachse ist mit ihrem unteren Theile ans Hüllblatt angewachsen, im oberen frei.

Blätter haben eine kürzere Lebensdauer, als die Stängel, aus denen sie hervorsprossten. Dafür leben sie rascher. Sie erreichen früher den Zustand des Ausgewachsenseins, als das zugehörige Glied des Stängels, als der Theil des Stängels zwischen ihnen und dem nächst tieferen Blatte. Diese Erscheinung ist allgemein; die Blätter erlangen einen hohen Grad der Ausbildung vor dem Beginn der Streckung der sie tragenden Stängelglieder; fast alle erreichen ihr volles Volumen nach allen Richtungen, die innerhalb der Ebenen ihrer Flächen liegen, vor der Beendigung jener Streckung. So z. B. Robinia, Fagus, Hypnum, Sphagnum, ich nenne zunächst Beispiele, die nicht zu den extremen Fällen gehören. Solche sind u. A.

1) Die platten Zweige von Ruscus werden von mehreren Autoren als Blätter der Seitenachsen aufgefasst, welche an die sie tragende Achse bis zur Blattmitte angewachsen seien (Koch, Synopsis, ed. II, 815). Diese Anschauung würde voraussetzen, dass die ersten Blätter der Seitenachsen von R. aculeatus und Hypoglossum, aller Analogie mit andern Monokotyledonen zuwider, genau über dem Stützblatt stehen (R. Hypophyllum scheint, nach Herbarienexemplaren — lebende stehen mir nicht zu Gebote — an der Basis des platten Zweiges, nach der Hauptachse hin, ein rudimentäres erstes Blatt zu bilden). Sie ist für Ruscus racemosus über die Maassen künstlich. Dass endlich die Entwickelungsgeschichte ihr widerspricht, ist zwar aus den Mittheilungen Schacht's über diesen Gegenstand (Flora 1853, 457) nicht mit Sicherheit zu entnehmen, wird aber aus einer demnächst erscheinenden Untersuchung Askenasy's erhellen.

Dracaena, Polytrichum, Pinus, Juniperus, Thuja[1]. In nur wenigen Fällen endet das Längenwachsthum des tragenden Stängelglieds vor dem des zugehörigen Blatts, z. B. bei Guarea trichilioïdes, Jamesonia, Mertensia, in geringerem Grade vielleicht auch bei noch manchen anderen Farrnkräutern. Aber auch bei diesen Pflanzen ist die Ausbildung der Hauptmasse des Blatts vor der des Stängelglieds vollständig zu Ende. Und viele Farrnkräuter, selbst baumartige, zeigen deutlich eine letzte Streckung der Stängelglieder nach dem Abfallen oder dem Verdorren der zugehörigen Blätter[2]. Auch das Dickenwachsthum langlebiger Blätter, welches auf der Thätigkeit eines Cambium beruht (wie z. B. bei Cycas, Carica das der Blattstiele) ist in der Jugend des Blattes intensiv, offenbar intensiver als das des Stammes; später gering.

Die Haargebilde verhalten sich zu den Theilen, auf welchen sie stehen, ähnlich wie die Blätter zu den Stängeln. Die Spreuschuppen auf den Blättern und den entsprechenden Stängelgliedern der Farrnkräuter erlangen ihre volle Ausbildung vor der Entfaltung der eingerollten Blattspreite und vor der letzten Streckung des oberen Theils des Blattstiels. Dafür vertrocknen sie während dieser Entfaltung, und fallen von der Spreite und vom grösseren Theile des Blattstiels ab. Die Haare, welche die Blätter der Fagus sylvatica in der Knospe dicht bedecken, auf denen von Salix, Quercus Robur, Nymphaea alba und Nuphar luteum in Menge stehen, wachsen während des Aufbrechens der Knospe nicht mehr; und die sich entfaltenden Blätter werden kahl. Und so in unzähligen Fällen.

Uebereinstimmungen oder Differenzen der äusseren Form, des inneren Baues, der Function sind nicht maassgebend für die Deutung eines gegebenen Gebildes als Achse, Blatt oder Haar.

Achsengebilde sind in den meisten Fällen säulenförmig: langgezogen und von einem Querschnitte, dessen verschiedene Durchmesser nur wenig von einander differiren; Blattgebilde sind meist in einer Fläche vorzugsweise entwickelt. Aber es giebt viele Achsengebilde von platter Gestalt und manche Blätter von isodiametrischem Querschnitt. Platt sind die Achsen der meisten Fucaceen und sehr vieler Florideen, der blattlosen Jungermannieen und der Marchantieen, die Prothallien der Polypodiaceen, die blattähnlichen Aeste von Ruscus, Phyllanthus, Phyllocladus, Phyllocactus. Andererseits sind die Blätter von Bryopsis, Chara von kreisrundem, die mancher Abietineen und Ericaceen von isodiametrischem Querschnitt, und die Blätter der Caulerpa Lycopodium Harv., ericifolia Ag., cupressoïdea Ag. gleichen in ihren ganzen Formen beblätterten Aesten derjenigen Pflanzen, nach denen sie die Namen empfingen[3]. Dass durchgreifende anatomische Unterschiede zwischen Achsen- und Blattgebilden nicht vorhanden sind, ergiebt sich aus dem Vorkommen der beiderlei Gebilde an einzelligen Gewächsen (Bryopsis, Caulerpa), deren Haupt- und Nebenachsen so gut, als deren Blätter nur Sprossungen einer und derselben Zelle sind. Aber auch bei complicirter gebauten Pflanzen besteht eine so gut als vollständige Uebereinstimmung der Structur der Achsen und Blätter: so bei den Characeen. Die Blätter der meisten Gefässpflanzen erhalten ihre Ausbildung hauptsächlich durch das Auftreten tertiärer Vegetationspunkte am Blattgrunde[4]; die Vegetationspunkte der

---

1) Die letzteren beiden insofern, als ihre stärkeren Sprossen noch im zweiten Jahre die Internodien verlängern: Zuccarini in v. Mohl, verm. Schr., 119.

2) Ad. Brongniart, hist. des végétaux fossiles, 150. (Baumfarrn mit abfallenden Blättern).

3) Vergl. Harvey, Nereis bor. am. 3, Taf. 37, 39.

4) Eine Erscheinung, deren weite Verbreitung Schleiden veranlasste, die Definition des Blattes auf sie zu gründen: Grundzüge, 1. Aufl. 2, p. 124, 167. Weitgreifende Ausnahmen bieten die Farrnkräuter, zum Theil auch Guarea und Leguminosen, an deren Blätter apicale Vegetationspunkte in bis nahe ans Ende des Wachsthums dauernder Thätigkeit bleiben.

meisten Achsengebilde sind bleibend terminal. Aber an der Inflorescenzachse der Cupuliferen treten während der Ausbildung der Cupula, an der Blüthenachse von Cistus, Capparis, Camellia während der Ausbildung der zahlreichen Staubblätter tertiäre, eingeschaltete Vegetationspunkte (von Gürtelform) auf, und ganz allgemein ist das Vorkommen solcher Vegetationspunkte bei Umbildung der sanft ausgehöhlten Achse der epigynen Blüthe zur Seitenwand des unterständigen Fruchtknotens[1]; bei der Umformung des napfförmig sich gestaltenden Achsenendes der Geocalyceen (mit terminaler sowohl als mit lateraler Frucht) zum Pseudoperianthium[2]. Die Blätter der meisten Gefässpflanzen sind complicirt gebaute Zellenmassen, in welche Gefässbündel eintreten; den Haargebilden fehlen die Gefässbündel durchaus. Aber die freien Enden der Blätter der Equiseten, diejenigen der älteren relativen Hauptachsen der Kiefern, viele Knospenschuppen und Bracteen entbehren der Gefässbündel. Bei den meisten Gewächsen ist den Blättern vorzugsweise das Geschäft der Assimilation überwiesen. In ihnen ist das Chlorophyll hauptsächlich, selbst ausschliesslich angehäuft. Aber die Blätter von Phyllocladus, Asparagus, Xylophylla sind chlorophylllos. Chlorophyllreiche Achsen vertreten in Bezug auf Assimilation die fehlenden Blätter bei Lemna, den meisten Cacteen. Die Function der Aufnahme tropfbarer Flüssigkeit aus dem Boden wird bei Landpflanzen und schwimmenden Wasserpflanzen in der Regel von Achsengebilden verrichtet, deren Entwickelung etwas modificirt ist (von Wurzeln; vergl. § 5). In einigen Fällen vollziehen Stängel von gewöhnlicher Entwickelungsweise dieses Geschäft: Corallorhiza, Epipogum[3], Psilotum z. B.; in einigen Blätter: Salvinia natans[4], Sphagnum z. Th., in noch anderen Haargebilde, die aus Achsen (Jungermannia, Bryaceen), oder Haargebilde, welche aus Blättern (Radula, Frullania), oder aus Blättern und Achsen gleichzeitig entspringen (viele Hypneen).

Der im Vorstehenden gemachte Versuch, die seitlichen Sprossungen differenter Dignität nach Merkmalen zu unterscheiden, die aus ihrer Entwickelungsgeschichte genommen sind, gründet sich auf eine lange Reihe eigener Untersuchungen, die bisher keine Ausnahme von der aufgestellten Regel der relativ früheren Anlegung der Gebilde ersteren Ranges boten. Ob diese Regel allgemein zutrifft, wird die Zukunft lehren. Die früheren, auf die Entwickelungsgeschichte begründeten Definitionen von Achsen-, Blatt- und Haargebilden sind bereits durch die Erfahrung als unzutreffend dargethan. Schleiden versuchte[5] die Achsen durch die apicale Lage ihrer primären, die Blattgebilde durch die basilare Lage ihrer intercalaren Vegetationspunkte zu kennzeichnen: es giebt Blätter mit dauernd apicalen, Achsen mit basilaren intercalaren Vegetationspunkten (S. 418). Nägeli sucht Blätter und Haargebilde darnach zu unterscheiden, dass die letzteren erst dann aus den sie tragenden Gebilden hervortreten, wenn deren Epidermis vorhanden sei. »Dies ist dann der Fall, wenn in den Aussenzellen keine Theilungen »durch tangentiale (mit der Aussenfläche parallele) Wände mehr stattfinden, ein Stadium, wel»ches bei manchen Organen schon sehr früh eintritt. Demgemäss sind die Spreuschuppen der »Filices. . . unzweifelhafte Trichome«[6] (= Haargebilde). Die letztere Angabe ist irrig. Jeder dünne radiale Durchschnitt durch das Achsenende einer Pteris aquilina oder eines Aspidium filix mas zeigt deutlich, dass nach dem Hervorsprossen von Spreuhaaren oder Spreuschuppen noch tangentale Theilungen in den Zellen der Stängelaussenfläche vor sich gehen; bei Pteris noch ganz massenhaft. Zudem ist Nägeli's Definition der Epidermis nicht mit allen Thatsachen im Einklange. Eine unbefangene Betrachtung wird zugeben, dass die Epidermis z. B. der Blattoberseite von Ficus elastica, Acanthostachys strobilacea Lk., Peperomia rubella Hook., und anderer Arten derselben Gattung, angelegt ist, schon dann, wenn sie nur eine einfache Schicht chlorophyllloser Zellen darstellt. Die Zellen dieser unzweifelhaften Epidermis theilen sich aber noch mehrfach durch Wände, welche den freien Aussenflächen parallel sind.

---

1) Vergl. Bd. 2 dieses Buches, Abschnitt »Pistill.«
2) Vergl. Bd. 3 dieses Buches, Abschnit »Jungermannieen«
3) Irmisch, Biologie d. Orchid. Lpz. 1853, p. 50, 58.
4) Pringsheim, in dessen Jahrb. 3, p. 506.
5) Grundzüge, 1. Aufl. 2. Bd. 166. — 6) Nägeli u. Schwendner, das Mikroskop. 2, 592.

§ 3.

Streckung der in Vegetationspunkten von Stängelgebilden neu angelegten Gewebe.

Die in Vegetationspunkten neu angelegte feste Substanz des Pflanzenkörpers (die neuangelegten Membranen von Zellen) nimmt einige Zeit nach ihrer ersten Ausscheidung aus den flüssigen und halbflüssigen Bestandtheilen der Primordialzellen an Festigkeit und an Masse beträchtlich zu (S. 128, 148); die Zellhäute werden fester, dicker, und wachsen stärker als zuvor in Richtung ihrer Flächen. Während dieser Streckung des jugendlichen Gewebes hört es auf, eine plastische Masse zu sein; die Zellhäute, die Gewebe gerathen in Spannung. Diese Vorgänge dürfen aufgefasst werden als Aeusserungen eines selbstständigen Wachsthumsstrebens der Zellmembran; in vielzelligen Pflanzentheilen als die Summe der Streckungen der sämmtlichen Zellhäute. Die Richtungen, in welchen dieses selbstständige Wachsthum der Zellhäute erfolgt, bedingen ganz vorzugsweise die definitive Form der Pflanze oder des Pflanzentheils; — unmittelbar die der ausgebildeten Theile, mittelbar auch die Gestalt der Vegetationspunkte, und dadurch die Anordnung und die Formen der Zellen des Meristems (S. 129). Die letzten Streckungen der jungen Gewebe sind sehr einfacher Art bei den mit andauerndem terminalen Wachsthum begabten einzelligen und bei mehrzelligen blattlosen Achsen. Bei ersteren erhärtet oder verdickt und streckt sich die Membran in successivem Fortschreiten vom Hinterende nach der fortwachsenden Spitze. Der Vorgang beginnt eine mehr oder minder weite Strecke rückwärts von dieser. Der Anfang der Streckung ist gekennzeichnet durch zunehmende Wanddicke und Beginn der Sonderung des Inhalts in Wandbeleg und Vacuole bei Vaucheria, Bryopsis. Die meisten blattlosen vielzelligen Achsengebilde verhalten sich ähnlich. Auch bei ihnen schreitet die Streckung stetig von den hinteren, früher angelegten Geweben nach den vorderen, jüngeren hin vor; das Meristem verwandelt sich in seinen der Spitze fernsten Regionen mittelst Vollziehung der letzten, definitiven Streckung der Zellhäute stetig in Dauergewebe. Nur insofern tritt eine Complication ein, als in den peripherischen Schichten des Gewebes die Streckung der Zellen während längerer Frist, in axilen Strängen des Gewebes während minder langer Zeit begleitet wird von der Fächerung der Zellräume durch Scheidewände, die auf der Richtung der intensivsten Volumenzunahme der Zellhöhlen senkrecht stehen. Kurzzellige peripherische Lagen von Zellen differenziren sich dadurch von langzelligen inneren Zellmassen. In den einfachsten Fällen ist eine einzige Gruppe längerer, zugleich auch weiterer axiler Zellen vorhanden, welche von nach Aussen hin immer kleiner werdenden umhüllt, berindet sind: so bei Fucaceen, den grösseren Phaeosporeen und Florideen, bei Anthoceros, blattlosen Jungermannieen. Hier dauerte in den peripherischen Zellenschichten auch die Fächerung durch Längswände länger an. In complicirter gebauten blattlosen Achsen mit vorwiegendem Längenwachsthume tritt eine schroffe Scheidung ein in inneres, lang- und engzelliges Gewebe einerseits, in äusseres, kurz- und weitzelliges Gewebe andererseits, und oft wiederholt sie sich mehrfach: so in den Fruchtstielen von Polytrichum formosum, deren dickes axiles Bündel langgestreckter Zellen im Bündel noch viel längerer gezogener Zellen von geringem Querschnitt einschliesst; —

bei den blattlosen unterirdischen Sprossen von Psilotum triquetrum, die im Allgemeinen zwar aus einem axilen Bündel gestreckter, enger, und einer peripherischen Lage kürzerer, weiter Zellen zusammengesetzt sind, aber doch in jenem axilen Bündel in einen Kreis gestellte Stränge besonders langzelligen Gewebes ausscheiden [1]; — bei den Farrn, welche blattlose Sprossen bilden und das Gewebe dieser in verschiedene Stränge langzelligen Gewebes und kurzzelligen Parenchyms differenziren, wie Pteris aquilina, Nephrolepis splendens [2] — bei den zu Wurzeln modificirt entwickelten blattlosen adventiven Sprossen der meisten Gefässpflanzen. Nur selten erfolgt bei blattlosen Achsen in bestimmten Regionen des älteren Gewebes, welche von dem primären Vegetationspunkte durch eine Zone von Dauergewebe getrennt ist, die Bildung eines tertiären Vegetationspunktes: eingeschaltetes, intercalares Wachsthum und intercalare Vermehrung der Zellenzahl. So bei der Entwickelung des nach Anlegung der Kapsel tief in das Gewebe der Archegonienbasis und des Fruchtasts eindringenden und in der Längsrichtung an Zellenzahl wachsenden Fruchtstiels der Jungermannieen [3]; bei dem dicht über der verbreiterten Basis anhebenden und lange andauernden, auf eine niedrige Querscheibe der cylindrischen Frucht beschränkten, sehr intensiven und von Zellvermehrung begleiteten Längenwachsthume der Frucht von Anthoceros [4], bei der Anlegung der Verbreiterung des unteren Endes des Fruchtstiels von Sphagnum [5], Anthoceros und vieler Jungermannieen.

Bei beblätterten Achsen sind die Verhältnisse mannichfaltiger. Im einfachsten Falle ist die definitive Streckung der Zellen des Vegetationspunktes beim Uebergange in Dauergewebe überhaupt eine sehr geringfügige. Eine Differenz verschiedener Gewebemassen in Bezug auf die Fächerung ihrer Zellen durch Scheidewandbildung tritt nicht hervor. So bei den Stämmen von Isoëtes [6]. Die Streckung des axilen Gewebes in Richtung der Länge wiegt nur insoweit vor, als erforderlich ist, die trichterähnlich vertiefte Endigung des Stammscheitels auszustülpen und die jüngeren Blätter successiv auf die äussere Böschung derselben zu versetzen. Aehnlich sind die Verhältnisse bei den Melocacten, Mammillarien (bei denen die Orte der gänzlich fehlgeschlagenen [§. 16] Blätter durch die Stachelbüschel bezeichnet sind, welche an den unentwickelt bleibenden Anlagen von Seitenzweigen sich bilden); bei den Achsen der meisten Blüthen. Aber auch in diesen findet die Streckung der jugendlichen Gewebe statt; nur ist sie in jeder Richtung ziemlich gleichmässig, so dass sie die relative Lage der einzelnen Blattgebilde der Achse zu einander nur wenig ändert. Auch diejenigen beblätterten Stängel, deren Internodien nach der Anlegung der zugehörigen Blätter am wenigsten sich verlängern, entbehren nicht völlig der Längsstreckung.

Bei vielen der Pflanzenformen, in deren Stängelgliedern eine sehr beträchtliche Längsstreckung stattfindet, erfolgt diese mit weit geringerer Intensität inner-

---

1) Nägeli, Beiträge, 1, Lpz. 1858, p. 52.

2) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 630, 651. Dass jene Achsenenden von Pteris nur scheinbar blattlos seien, behauptete Mettenius (dieselben Abh. 7, p. 611) im Anschlusse an eine Bemerkung Karsten's (Vegetationsorg. d. Palmen, Berlin 1847, p. 125). Von mir widerlegt in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 279.

3) Hofmeister, vergl. Unters. p. 19. — 4) Derselbe, ebend. p. 7.

5) Schimper, W. P., Mém. s. les Sphaignes (aus Mém. prés. p. div. sav. 15), Taf. 10 u. 12.

6) Hofmeister, Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 123.

halb der Gewebzone, welche von zwei Ebenen begrenzt wird, deren eine durch die obere, die andere nahe über der unteren Grenze der Einfügungsstelle eines Blattes transversal durch den Stängel gelegt ist; mit bedeutend grösserer Intensität dagegen in den Strecken des Stängels zwischen zweien in verticaler Richtung einander nächsten Blättern oder Blattwirteln. Die Gewebeplatte, welche den Stängel in der Höhe der Einfügungsstelle eines Blattes oder Blattwirtels transversal durchsetzt, behält kürzere, niedrigere Zellen, als die von oben und unten ihr angränzenden Gewebemassen, selbst dann, wenn in diesen während der Streckung Fächerung der Zellen durch Querscheidewände erfolgt. So scheiden sich im Stängel die Einfügungsstellen der Blätter als Knoten (nodi) von den Interfoliarstücken oder Internodien. Ein Internodium zusammen mit dem Knoten (der Ansatzstelle des Blattes) über ihm wird als Stängelglied bezeichnet; die Ausdrücke Internodium und Stängelglied werden übrigens herkömmlicherweise meist gleichbedeutend gebraucht.

Bei einer langen Reihe von Pflanzenformen ist die Streckung der Stängelglieder, obwohl nicht unbeträchtlich, von einem so intensiven, bisweilen der Längsstreckung der Stängelglieder fast gleich kommenden Dickenwachsthume der zugehörigen Blätter an ihren Einfügungsstellen begleitet, dass auch am vollständig ausgebildeten Stamme die Basen der Blätter (die sogen. Blattkissen) oder die Narben der abgefallenen Blätter dicht gedrängt stehen. So bei den Cycadeen, den meisten Coniferen, bei manchen Palmen, wie Chamaerops, Phoenix, bei den Achsen vieler krautartigen Gewächse, insoweit und so lange diese Achsen rein vegetativ sind (z. B. Allium die meisten Arten; Lilium, Leucojum, Galanthus, Oenothera, Digitalis, Sempervivum, Saxifraga crassifolia, auch die meisten übrigen Species der Gattung). Solche, mit grossen Blatteinfügungen oder Blattnarben dicht besetzte Stängel nennt man Stängel mit unentwickelten (oder mit gestauchten) Internodien. Der Beginn der immerhin sehr merklichen Streckung jedes neu angelegten Internodium ist in allen genauer untersuchten derartigen Fällen von einer Fächerung durch Querwände der Zellen mindestens der peripherischen Gewebmassen der Stängel begleitet. Diese Zellvermehrung erfolgt in der ganzen Länge der Stängelglieder ziemlich gleichmässig und gleichzeitig. — Gleichmässig ist auch die letzte, nicht mehr von Zellvermehrung begleitete Längsstreckung der Zellmembranen.

Auch in allen anderen genauer beobachteten Fällen ist der Beginn der von Zellvermehrung begleiteten Streckung auch der sehr lang werdenden Stängelglieder in der ganzen Länge jedes Gliedes gleichzeitig [1]). Die letzte Längsdehnung der Zellmembranen des Gliedes erfolgt aber in der ganzen Länge des Gliedes meist nicht gleichmässig. Sie beginnt am oberen Ende, und schreitet nach dem unteren hin vor, an welchem bei Eintritt der letzten Dehnung oben die Zellvermehrung noch nicht völlig beendigt ist. Die Zellen der Basis jedes Internodium bleiben längere Zeit, selbst dauernd, kürzer als die des gleichartigen Gewebes des oberen Endes des nämlichen Stängelgliedes. So bei Lupinus, Rosa, Ampelopsis, Hedera, Viola persicifolia, Asclepias Cornuti [2]), Dracaena marginata. Oder die Entwicke-

1) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 9. Jahrg. (1843) 279. Zu demselben Resultat war schon früher Münter gelangt, was die Längsdehnung der jungen Internodien betrifft; doch haben seine Untersuchungen die Zellvermehrung nicht berücksichtigt: Linnaea 15 (1841) 223.

2) Grisebach, Ebend. 284.

lung des Internodium hält den umgekehrten Weg ein; die letzte Streckung beginnt an der Basis: Veronica longifolia [1]). Oder die Streckung des Stängelglieds beginnt an der Basis, schreitet nach dem oberen Ende hin vor, und dauert hier etwas länger an als am untern: Cucurbita Pepo [2]).

Bei den Pflanzen bestimmter Formenkreise tritt während dieser Streckungen, oder unmittelbar nach Beendigung derselben, an dem einen Ende des Internodium, oder an beiden, ein intercalares, von andauernder Zellenvermehrung begleitetes Längenwachsthum innerhalb eines sehr niedrigen Querabschnitts des Stängelgliedes ein. Die Gewebscheibe, innerhalb deren dieses Wachsthum sich vollzieht, liegt unmittelbar über dem Knoten; beziehentlich dicht unter ihm. Das intercalare Wachsthum tritt ein am unteren Ende sowohl solcher Internodien, deren Streckung von unten nach oben fortschreitet (Caryophylleen, Sonchus [3]), Astrantia [4]), als auch bei solchen, deren vorhergehende Streckung in allen Querabschnitten gleichmässig war (Polygonum orientale [5]), Gramineen, Cyanotis zebrina). Die Einschaltung eines neuen Stückes am oberen Ende findet sich auch bei solchen Internodien, deren vorgängige Streckung von oben nach unten fortschritt (Rubia tinctorum [6]) Astrantia major. Die letztere Pflanze bietet ein Beispiel des Eintritts des intercalaren Wachsthums zuerst in einem Querabschnitte dicht über der unteren Gränze jedes Internodium, nach dessen Beendigung ein intercalares Wachsthum von doppelter Intensität dicht unter der oberen Gränze des Internodium eintritt. Dort wird ein 12 Linien langes, hier ein 24 Linien langes Stängelstück neu eingeschaltet [7]).

Die längsten im Pflanzenreiche vorkommenden Stängelglieder erhalten ihre gewaltige Länge durch intercalares Wachsthum. Das Internodium unter der Inflorescenz der Gräser ist bei Molinia caerulea bei Aufhören der in allen Querabschnitten gleichmässigen Streckung und Zellvermehrung 1,3 Mill. lang. Weiterhin wächst seine Länge bis auf das Tausendfache; eine Zunahme, von der nur $^1/_{100}$ etwa auf die letzte Dehnung der Zellwände, die anderen $^{99}/_{100}$ auf intercalares Wachsthum kommen. Das betreffende Stängelglied wird bei Gynerium argenteum bis 2 Meter, bei der (westindischen) Arundinaria Schomburgkii Bennett bis 16 Fuss lang [8]).

Die Resultate Grisebachs sind der Art erhalten, dass er auf Internodien, welche noch im Zustande gleichmässiger, von Zellvermehrung begleiteter Streckung sich befanden, Skalen — Reihen schwarzer Punkte von je 1 Linie Distanz — auftrug. Dies geschah mittelst eines, mit geeignetem Handgriffe versehenen leicht drehbaren Zahnrads, dessen Zahnspitzen genau 1 Linie von einander entfernt waren. Sie wurden mit Druckerschwärze gefärbt, und dann das Rad dem Internodium entlang geführt. Aus der Vergrösserung der Interstitien der Punkte, aus der Einschaltung neuer Internodienstücke über oder unter der Skala ergab sich das Weitere; die Frage, ob die beobachteten Verlängerungen nur in Folge der letzten Dehnungen der Zellwandungen geschehen, oder ob sie von Zellvermehrung in der Längsrichtung begleitet gewesen seien, wurde durch mikrometrische Messung der Längen der Rindenzellen entschieden. Die von mir hinzugefügten Angaben sind der directen Beobachtung axiler Längsschnitte wachsender Stängelenden entnommen; solcher Schnitte, welche durch viele Internodien gehen. Sie beruhen auf der Voraussetzung, dass die Entwickelung auf einander folgender Internodien der untersuchten vegetativen Achsen eine gleichartige sei; — eine Voraussetzung, welche durch jede Beobachtung bestätigt wird.

---

1) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 9. Jahrg. 1843, 281. — 2) Ebend. 287. — 3) Ebend. 280 Lychnis chalcedonica, Silene armeria. — 4) Ebend. 270. — 5) Ebend. 288. — 6) Ebend. 286. — 7) Ebend. 270. — 8) Schomburgk in Linn. Transact. 1844, 559.

Der von Zellvermehrung begleitete Beginn der Streckung zeigt sich regelmässig noch nicht im jüngsten, von der Stängelspitze her gezählt ersten Internodium. Mindestens ein Stängelglied verharrt jeweilig in der Länge, in welcher es an dem Vegetationspunkte der Achse durch Hervorsprossen eines neuen Blattes oder Blattwirtels angelegt wurde. Oft sind der nicht gestreckten Indernodien mehrere, selbst viele. Soweit eine Achse aus noch nicht gestreckten, oder im ersten Beginn der Streckung befindlichen Stängelgliedern besteht (das noch blattlose Ende oder die noch blattlose erste Anlage einer Achse selbstverständlich eingerechnet), heisst sie eine Knospe. Eine jede Achse hat, so lange sie im apicalen Längenwachsthum begriffen ist, eine Endknospe, die bei beblätterten Achsen von dicht gedrängten Blättern umstanden ist. Laterale Achsen entspringen an der betreffenden Hauptachse als Seitenknospen.

Kräftig sich entwickelnde Stängel einer gegebenen Pflanzenart lassen zahlreichere Internodien jeweilig im Knospenzustande verharren, als schmächtige, dünne Triebe derselben Pflanzenform. Es beträgt die Zahl der Zellen der Stängelrinde zunächst der Epidermis an vegetativen Sprossen folgender Equiseten, zu Anfang Frühlings auf zarten Längsschnitten untersucht

	in Internodium	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.
E. variegatum,	dünner Spross	3	5	5	6	13	—	—	—	—	—
» »	stärkerer Spross	3	5	5	5	6	12	—	—	—	—
» arvense,	schwach »	3	5	5	11	12	14	15	20	—	—
» »	stärkerer »	3	5	5	11	11	12	12	12	—	—
» Telmateja,	schwacher »	3	3	4	5	6	8	9	—	—	—
» »	sträkerer »	3	5	5	6	7	8	10	11	10	10
» limosum,	sehr starker »	3	5	6	6	6	6	6	6	6	6

Eine deutliche Streckung der Zellen (Uebergang in Dauergewebe) (= a) beginnt bei Dianthus plumarius in der Rinde des (von oben gezählt) 4ten bis 5ten Internodium; die Zellvermehrung erlischt (= b) an der Basis des 5ten bis 6ten Indernodium; die Streckung vollendet sich (= c) im 7ten oder 8ten. Für Cyanotis zebrina finde ich a=2—3; b=3—4; c=4—5; für Elymus arenarius a=4—5; b=5—6; c=7—8; für Sphagnum cymbifolium a = 6 — 12, b=11—18; c=16—27; für Dracaena marginata a=10 — 12; b=14 — 16; c=17 – 20. Die höheren Ziffern sind von stärkeren Sprossen genommen.

§ 4.

Adventive Achsen, Adventivsprossen.

Auch an Theilen des Pflanzenkörpers, welche, aus dem Zustande der Vegetationspunkte herausgetreten, in der Umbildung zu Dauergewebe begriffen oder völlig zu Dauergewebe geworden sind, können unter günstigen Verhältnissen neue Achsen sich bilden. Solche Achsen sind adventive; Knospen und Sprossen, zu denen sie sich entwickeln, heissen Adventivknospen, Adventivsprossen. Sie kommen an einfachst gebauten Gewächsen, selbst an solchen, welche der normalen Verzweigung entbehren, ebensogut vor, als an vielzelligen; an gefässlosen ebensogut als an Gefässpflanzen.

Adventivsprossen von Gewächsen, welche keine normalen Auszweigungen ihrer Achsen bilden, sind z. B. die rechtwinklig zu den bestehenden Fäden hie und da durch Wachsthum von Gliederzellen sich entwickelnden Zellreihen bei Zygogonium ericetorum, den Scytonemen

(hier stehen die adventiven Sprossen oft paarweise oder zu mehreren dicht beisammen[1]); ferner die in der Richtung der Hauptachse liegenden Sprossen der Fäden der Rivularien[1]), die aus einer Fadenzelle gewöhnlicher Art sich entwickeln, welche dicht unter einer der kugelig anschwellenden Gränzzellen liegt. Das Längenwachsthum der neuen Sprossung schiebt dann das ursprüngliche Endstück des Fadens, von der Grenzzelle an aufwärts, zur Seite. Auch die Seitenzweige der Enteromorphen sind zum Theil adventive Sprossen, entstehend als einfache Zellreihe, die aus einer der Aussenflächezellen einer älteren, bereits schlauchförmigen Achse hervorwächst, dann ihre Zellen durch übers Kreuz gestellte Längswände theilt, in den Berührungskanten der vier oder mehr Tochterzellen durch gesteigertes tangentales Wachsthum der Zellhäute einen zunächst mehrkantigen intercellularen Längskanal bildet, welcher durch fortgesetztes, von Zellenvermehrung begleitetes tangentales Wachsthum der ihn umschliessenden Zellen mehr und mehr sich erweitert[3]). Cladophora fracta bildet, ausser der regelmässigen Auszweigung ihrer Zellenreihen nahe an den wachsenden Spitzen, adventive Zweige besonders aus den dickwandigen Gliederzellen mit sehr reichlichem festen Inhalt, vermittelst deren diese Alge überwintert. Auch jede Gliederzelle bildet dicht unter ihrer oberen Endfläche einen adventiven seitlichen Spross, wenn sie mittelst Durchschneidung ihrer beiderseitigen Nachbarzellen aus dem Zusammenhange des Fadens gelöset wird[4]).

Bei einzelligen oder aus Zellenreihen bestehenden Pflanzen liegt die Ursprungsstelle eines adventiven Sprosses selbstverständlich stets in der Aussenfläche des Pflanzenkörpers. Auch bei vielzelligen Gewächsen kommt die Entwickelung adventiver Sprossen aus Zellen oder Zellengruppen der Aussenfläche von Stängeln oder Blättern vor: bei Algen und Muscineen als Regel, bei Gefässpflanzen als Ausnahme. Der Heerd des Wachsthums der meisten adventiven Sprossen von Gefässkryptogamen und Phanerogamen liegt dagegen im Inneren der Gewebe: der Ursprung der Adventivsprossen lässt sich hier auf eine einzelne Zelle oder eine kleine Gruppe aus wenigen Zellen zurückführen, welche allseitig von Gewebe umschlossen ist. Adventivknospen, welche im Innern des Gewebes von Gefässpflanzen angelegt werden, entspringen stets aus Gewebmassen, welche an Gefässbündel oder an den Holzkörper unmittelbar angränzen; in der Regel den nach aussen gekehrten Flächen dieser angränzen. Der umgekehrte Fall ist selten; er ist für beblätterte Knospen beobachtet an geköpften Stämmen der Crambe maritima, deren Mark ausgefault war, und die an der Innenfläche des Holzringes Knospen bildeten, und an quer durchschnittenen Kartoffelknollen[5]).

Oberflächlich entstehen z. B. die Adventivsprossen an den Stängelknoten von Chara fragilis[6]), die des Randes und der Flächen der platten Stängel von Delessertien, die Brutknospen der Jungermannieen, Marchantieen, die protonematischen Fäden und Brutknospen der Laubmoose[7]). Im Inneren des Gewebes entstehen die adventiven Sprossen alter Stengel von Pellia epiphylla[8]), die Brutknospen von Anthoceros[9]), Riccia[10]), die oft in grosser Zahl gruppenweise aus dem unteren, cylindrischen Theile der Achse von Fucus serratus hervorsprossenden Pflänzchen. — Von oberflächlichem Ursprung sind bei Gefässpflanzen die adventiven Knospen z. B. auf Blattstielen und Blättern der meisten Farrnkräuter[11]); diejenigen in den Einschnitten der Blattrandkerben von Bryophyllum calycinum: hier schon vor völliger Entfaltung des Blattes

---

1) Vergl. Kützing, Tab. phycol. v. 2, Taf. 20 ff. — 2) Ebend. Taf. 50 ff. — 3) Nägeli, Algensysteme, p. 140. — 4) Karsten, Histolog. Unters. Berlin 1862. — 5) Beides durch Knight, Transact. philos. Soc. 1805, p. 258. — 6) Pringsheim, in dessen Jahrb. 3, p. 303. — 7) In Betreff des Details verweise ich auf die 3. Abth. des 2. Bandes dieses Buches. — 8) Hofmeister, vergl. Unters. p. 15. — 9) Ebed. p. 10. — 10) Ebend. p. 47. — 11) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 648, 651.

als eine wenig umfangreiche, die Aussenfläche der tiefsten Stelle des Einschnitts einnehmende Masse sehr kleinzelligen Urparenchyms kenntlich. — Innerlichen Ursprungs sind, ausser vielen anderen, alle zu Wurzeln sich ausbildenden, und alle auf und an Wurzeln entstehenden Sprossen (von Gabelungen wachsender Wurzelenden abgesehen); Wurzelzweige sowohl, als beblätterte Achsen, die als Wurzelbrut aus den Wurzeln z. B. von Ophioglossum, Epipactis microphylla, Linaria vulgaris, Cirsium arvense, Populus Tremula, Pyrus Malus u. v. A. hervorbrechen; ferner alle Zweige von Equiseten, die Brutpflänzchen, welche den auf feuchte Erde gelegten Blättern von Begonien, den in den Boden vergrabenen Stücken von Stipeln der Marattieen entspriessen.

Die Stellung der Adventivsprossen ist in manchen Fällen eine sehr bestimmte, ihre Ausbildung — wenigstens bis zum ersten Knospenzustande — eine regelmässig eintretende. So bei den adventiven Knospen von Equisetum, auf deren Entfaltung alle Verästelung der Equiseten beruht, in den oberirdischen Sprossen. Stets wird zwischen je zwei Zähnen eines Blattwirtels im Inneren des Gewebes des Blattscheidengrundes eine Adventivknospe angelegt, deren Entwickelung sich bis auf eine einzige Zelle zurück verfolgen lässt [1]). So ferner an den eben erwähnten Blättern des Bryophyllum calycinum. Schwankender ist Stellung und Vorkommen der adventiven Knospen an den Blattstielen von Farrnkräutern; — ohne jede wahrnehmbare Regel bei der Entwickelung der Wurzelbrut der Gefässpflanzen. der Bildung von Knospen in den Stipeln der Marattieen, an der Aussenfläche des Holzes alter Stämme von Laubbäumen u. s. w.

§ 5.

Wurzeln.

Die weit überwiegende Mehrzahl der Gefässpflanzen entwickelt aus mehr oder minder fest bestimmten Stellen der Stängel, seltener der Blätter, adventive Achsen, deren Wachsthum dahin modificirt ist, dass ihr Vegetationspunkt nach allen Richtungen des Raumes, wenn auch mit sehr verschiedener Intensität, Dauergewebe abscheidet, und denen so gut als ausschliesslich die Verrichtung zugetheilt ist, die wässerige Flüssigkeit von Aussen aufzunehmen, deren die Pflanze bedarf. Diese adventiven Achsen sind die Wurzeln.

Nur diejenigen Pflanzenformen, welche Gefässbündel besitzen, entwickeln zu Wurzeln modificirte adventive Achsen. Keine Muscinee, keine Alge ist mit wirklichen Wurzeln versehen [2]).

Der Heerd des Wachsthums einer jeden Wurzel, der Vegetationspunkt, von dem aus sie ihren Ursprung nimmt, liegt im Innern des Gewebes des — stets vielzelligen — Pflanzentheils, an und aus welchem sie sich entwickelt. So auch bei allen ersten Wurzeln der embryonalen Achsen von angiospermen und gymnospermen Phanerogamen, deren Wachsthumsrichtung, derjenigen der primären Achse des Embryo genau entgegengesetzt, mit der Längslinie dieser Achse zusammenfällt. Solche Wurzeln heissen Hauptwurzeln. Viele Embryonen gewäh-

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 94.

2) Die scheinbaren Wurzeln mancher Jungermannieen, wie Haplomitrium Hookeri, Sarcoscyphus Ehrharti, sind blattlose oder blattarme unterirdische (nicht adventive) Zweige mit unverhülltem, apicalem Vegetationspuncte: Hofmeister, in Berichten Sächs. G. d. Wiss. 1854, p. 97.

ren zu der Zeit, da diese erste Wurzel in erkennbarer Weise von dem übrigen Gewebe der embryonalen Achse differenzirt ist, auf Längsdurchschnitten ein Bild, welches so aussieht, als ob die peripherischen Zellen des, vom Vegetationspunkt der Wurzel in der Richtung des stetig fortschreitenden Wachsthums derselben (in centrifugaler Richtung) abgeschiedenen Dauergewebes die äusserste Gränze des dem Aschenscheitel entgegengesetzten Endes (des Wurzelendes) des Embryo bildeten. Es könnte danach zweifelhaft erscheinen, ob der Vegetationspunkt der Wurzel nicht ursprünglich an der äussersten Extremität dieses Endes der embryonalen Achse gelegen gewesen sei. Der Zweifel schwindet vor der Erwägung, dass bei allen phanerogamen Embryonen jenes Ende ursprünglich continuirlich in die Zellenreihe oder Zellenmasse des zum Embryoträger gewordenen Vorkeimes übergeht; dass somit die Anfangszelle oder die Anfangszellengruppe jeder Hauptwurzel auch von dem Hinterende des Embryo her nothwendig von mindestens einer Zelle bedeckt sein musste. Die (früher vielfach gehegte) Vorstellung, als sei die Hauptwurzel eine directe Verlängerung der äussersten hinteren Extremität der embryonalen Achse, ist damit beseitigt. — Die Wurzeln vieler reifer Embryonen zeigen übrigens deutlich, dass jenes der Wurzel selbst angehörige Dauergewebe, welches in centrifugaler Richtung den Vegetationspunct der Wurzel umhüllt (die Wurzelhaube, vergleiche weiter unten), von dem differenten Zellgewebe des Stängels des Embryo eingeschlossen ist: von einer dünnen Schicht desselben bei Coniferen (z. B. Pinus excelsa Wall., Pinus Abies L.), von einer dicken, aus vielen Zellenlagen bestehenden bei Loranthus europaeus, Viscum album, bei Gräsern (z. B. Secale cereale, Oryza sativa), Liliaceen (z. B. Allium Cepa). Liegt die Endigung der Hauptwurzel tief im Innern der Achse des Embryo, so erscheint sie nach dem Hervorwachsen aus dessen Hinterende von dem gesprengten Rande einer ausgestülpten Gewebeschicht manschettenartig umgeben: von der Wurzelscheide, Coleorhize: so bei Gräsern, Laucharten, Loranthaceen. War die deckende Gewebschicht des Wurzelendes des Stängels des Embryo dünn, so geht die Aussenfläche der hervorgesprossten Hauptwurzel stetig in das Internodium des Embryo über, welches das erste Blatt oder den ersten Blattwirtel der Keimpflanze trägt: in das hypokotyledonare Stängelglied.

Die Bildung neuen Zellgewebes geschieht im Vegetationspunkte aller Wurzeln mit grösster Intensität in centripetaler Richtung, bei Hauptwurzeln nach dem Mittelpunkte der embryonalen Achse hin, der Längslinie der Wurzel parallel. In den, zu dieser Richtung stumpfwinkligen Directionen nimmt die Intensität der Gewebebildung allmälig ab; in der Richtung senkrecht zur Längslinie der Wurzel ist sie am Geringsten. Der centripetal vom Vegetationspunkte abgeschiedene Theil der Wurzel erhält die Form eines Paraboloïds, das nach dem Hinterende der Wurzel hin, in Folge von Abnahme des Dickenwachsthums bei noch andauerndem Längenwachsthum, in Cylindergestalt und (abgesehen von dem Eintreten cambialer Thätigkeit in den Wurzeln der Pflanzen, deren Stängel holzbildendes Cambium entwickeln) in völlig gestrecktes Dauergewebe übergeht. Das in centrifugaler Richtung im Vegetationspunkte gebildete Gewebe nimmt ebenfalls in der Richtung der Längsachse der Wurzel am stärksten an Volumen und Masse zu; doch steht diese Zunahme weit zurück hinter derjenigen des in centripetaler Richtung aus dem Zustande des Vegetationspunkts heraustretenden Gewebes. In allen von der Längsachse spitzwinklig divergirenden Richtungen ist die Zunahme des Ge-

webes der Wurzelhaube geringer, um so geringer, je offener die Winkel dieser Richtungsdivergenzen sind. Das von der Spitze und von den Seiten her den Vegetationspunkt der Wurzel umhüllende Dauergewebe, die Wurzelhaube, erhält die Form des Mantels eines Paraboloïds [1]). Bei Wurzeln, deren Vegetationspunkt eine einzige Zelle ersten Grades von tetraëdrischer oder von drei gekrümmten Flächen begränzter Gestalt enthält (so verhalten sich die Wurzeln aller Gefässkryptogamen) ist die Wurzelhaube aus kappenförmigen, schalig in einander steckenden Zellschichten gebildet. Ist der Heerd intensivster Zellvermehrung in der wachsenden Wurzelspitze eine zur Längslinie der Wurzel senkrechte Platte aus mehreren Zellen (Allium Cepa, Monstera deliciosa, wohl die meisten Monokotyledonen), oder ist in den jüngsten Theilen der Wurzelhaube das Wachsthum und die Vermehrung der Zellen in der Richtung der Längslinie excessiv über das in den von ihr abweichenden Richtungen gesteigert (Abietineen), so ist die Wurzelhaube aus einer axilen, aus vielen parallelen Längsreihen von Zellen zusammengesetzten Säule, und aus an diese sich anschliessenden Zellschichten von Form in der Mitte durchlöcherter Kappen aufgebaut. Die minder umfangreichen Gewebmassen der Wurzelhauben gehen viel früher in den Zustand völlig gestreckten Dauergewebes über, als die des centripetal wachsenden Theiles der Wurzel. Die Aussenfläche der Wurzelhaube zeigt bis an ihre obere Gränze einen hohen Grad von Spannung und Steifigkeit der Membranen. An dünnen Längsschnitten von Wurzeln der Vicia Faba, Pisum sativum, Aspidium filix mas krümmen sich die von dem axilen Gewebparaboloïd der Wurzel abgetrennten oberen Enden der Wurzelhaube stark nach aussen concav, während die von Innen ihnen angränzenden Gewebe, zum Theil noch in lebhafter Zellvermehrung begriffen, keine Spur von Spannung zeigen. — Die jeweils äusseren Zellenlagen der Wurzelhauben der meisten Pflanzen blättern sich allmälig ab; ein Vorgang, welcher an Wurzelspitzen, die in feuchter Luft (in feuchtem Boden) oder in Wasser wachsen, durch das Aufquellen der peripherischesten, je zweien Nachbarzellen gemeinsamen Schichten der Zellmembranen zu dünnflüssiger Gallerte sich vollzieht (sehr deutlich bei Secale, Allium Cepa, Angiopteris evecta). Bei vielen Pflanzen quillt auch eine äussere Schicht der Aussenfläche des bleibenden Theils der Wurzel zu Gallerte auf, die endlich in der Bodenflüssigkeit sich vertheilt. So wird von der Seitenfläche des bleibenden Wurzeltheils das obere Ende der Wurzelhaube leicht abgelöst. Besonders deutlich zeigt sich dies bei den Gräsern; tritt aber auch an den Wurzeln von Papilionaceen (Vicia Faba z. B.), Orchideen, Liliaceen hervor. Die Wurzelhauben nur weniger Pflanzen sind in ihrer ganzen Masse während der Dauer des Lebens der betreffenden Wurzel persistent, z. B. die der Arten der Gattungen Lemna, Pistia, Cuscuta.

Die Wurzeln nur weniger Pflanzen bilden ächte Zweige durch Theilung des Vegetationspunktes. Es ist die Entwickelung solcher Zweige nur von Lycopodiaceen bekannt: von Selaginella, Isoëtes, Lycopodium. Diese Zweigbildung ist durchgehends eine ächte Gabelung; das Aufgeben der bisherigen Wachsthumsrichtung, und der Eintritt zweier neuer, von ihr in gleichen spitzen Winkeln divergirender Wachsthumsrichtungen gleicher Intensität. Der Beginn der Gabe-

1) Diese bezeichnende Eigenthümlichkeit des Wachsthums der Wurzeln wurde zuerst erkannt von E. Ohlert, Linnaea 11, 1837, p. 609 u. Taf. 14.

lung lässt sich zurück verfolgen bis auf die Theilung der Zelle ersten Grades des Vegetationspunkts, welche sonst durch wechselnd nach verschiedenen Richtungen geneigte und zur Längsachse senkrechte Wände getheilt wird, durch eine, die Längsachse in sich aufnehmende Längswand [1]). Auf einander folgende Gabelzweige liegen in zu einander rechtwinkligen, durch die Wurzelachsen gelegten Ebenen. Auch bei den mehrzipfeligen Wurzelknollen von Orchis latifolia und verwandten Formen werden die Zipfel durch Gabelung des Vegetationspunkts der Wurzel angelegt.

Die Auszweigungen aller anderen bekannten Wurzeln beruhen auf der Bildung adventiver Achsen im Inneren (am Umfang des Gefässbündel- oder Holzkreises) des aus dem Zustande des Vegetationspuncts herausgetretenen Theiles der Wurzeln; von Achsen; deren Entwickelung zu derjenigen der Wurzeln modificirt ist, wenn Seitenwurzeln an einer Hauptwurzel sich bilden. Die Anlegung von Seitenwurzeln erfolgt gemeinhin nur in den bereits völlig in Dauergewebe übergegangenen älteren Theilen von Wurzeln; weit rückwärts vom Vegetationspunkte (bei der Hauptwurzel von Keimpflanzen der Vicia Faba z. B. mindestens 3 Centim. rückwärts von diesem). Die Ursprungsstellen der Seitenwurzeln der meisten Gewächse liegen an der Aussenseite der, die Wurzel parallel zu deren Längsachse durchziehenden Gefässbündel. Die Seitenwurzeln stehen deshalb an der Hauptwurzel in Längszeilen [2]) (sehr deutlich zu sehen bei Keimpflanzen von Cruciferen und Papilionaceen). Hauptwurzeln (= Wurzeln 1. Ordnung), welche zahlreiche Seitenwurzeln tragen, bilden dieselben in centrifugaler Aufeinanderfolge; ebenso verhalten sich Seitenwurzeln, welche Seitenwurzeln nächsthöherer Ordnung in Vielzahl entwickeln. Sind Seitenwurzeln an einer Hauptwurzel in geringer Zahl vorhanden, so geschieht ihr Hervorsprossen (ob auch ihre Anlegung?) nicht regelmässig in absteigender Folge.

Wurzeln, die an Stängel- oder Blattgebilden entstehen, sind — soweit beobachtet — ohne Ausnahme im Innern des Gewebes des sie tragenden Theils entspringende Bildungen. Je nachdem der Heerd ihres Wachsthums mehr oder minder tief unter der Aussenfläche des Stängels oder Blattes liegt, ist die Basis solcher Wurzeln mit einer Coleorhize umgeben (Gräser, Leucojum vernum, Lauch- und Narcissenarten z. B.); oder nicht (z. B. Farrnkräuter [3]), Neottia nidus avis). Die in anderen Theilen der Pflanze, als in Wurzeln, und in von der embryonalen Achse divergirender Richtung angelegten Wurzeln heissen N e b e n w u r z e l n oder A d v e n t i v w u r z e l n. Auf ihrer Entwickelung beruht ausschliesslich die Bewurzelung aller mit Wurzeln versehenen Gefässkryptogamen, deren Wurzeln sammt und sonders eine Wachsthumsrichtung besitzen, welche gegen die embryonale Achse, wie gegen die Längslinie des beblätterten Stammes geneigt ist [4]); und hauptsächlich die Bewurzelung der Monokotyledonen, deren Hauptwurzel, wenn überhaupt vorhanden (sie fehlt z. B. bei den Najadeen, Orchideen), keine erhebliche Entwickelungs- und Auszweigungsfähigkeit besitzt, bei den meisten zeitig abstirbt (z. B. bei allen zwiebelbildenden Formen). Adventivwurzeln entstehen gemeinhin in Stängelgebilden; zu dem Gefässbündel- oder Holzcylinder in der Beziehung, dass ihr Bildungsheerd an der Aussenseite des Holzringes, oder

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 4, p. 147; Leitgeb in Nägeli, Beitr. 4, p. 147.

2) Schimper, K. F., Bot. Zeit. 1857, p. 759. — 3) Vergl. Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, Taf. 1, 2. — 4) Hofmeister, Bot. Zeit. 1849, p. 797.

des von Gefässbündeln durchzogenen axilen Cylinders des Stammgewebes liegt. Selten entspringen in durch Fäulniss hohlgewordenen Stämmen Wurzeln aus der Innenfläche des lebendig gebliebenen Mantels; ein Fall, der gelegentlich an hohlen Weidenstämmen, und sehr regelmässig an alten Knollen der Corydalis cava vorkommt. Stängel, welche eine deutliche Knotenbildung besitzen, entwickeln nur aus den Knoten, nie aus den Internodien, Adventivwurzeln. Bilden sich Adventivwurzeln in einem Stamme, dessen Gefässbündel durch Parenchym getrennt sind, so liegt der Vegetationspunkt der werdenden Wurzel entweder genau vor der Aussenfläche eines Gefässbündels (Farrnkräuter [1]), Orchideen [2])) oder aber zwischen zweien der peripherischesten Gefässbündel des Stammes (Palmen [3]), Dracaenen, Allium, Gräser, Cyanotis zebrina). Wo solche Wurzeln relativ spät angelegt werden, da macht es jeder gelungene Querschnitt augenscheinlich, dass bei der ersten Anlegung des Vegetationspunkts der Wurzel eine umfangreiche Masse von Zellgewebe aus dem Zustande des Dauergewebes in denjenigen des Meristems (S. 128) zurück tritt. Besonders elegante Bilder bieten die Querschnitte der Knoten von Coix Lacryma und Coix exaltata. — Die Entwickelung der Adventivwurzeln aus den Basen der Blätter ist die ausschliessliche Wurzelbildung a l t e r Stämme von Aspidium filix mas, Asplenium filix femina, und andrer Farrnkräuter [4]). Als regelmässige Bildung scheint sie nirgends anders vorzukommen. Dagegen entwickeln Blätter, die als Stecklinge behandelt werden, nicht selten Wurzeln, ohne dass gleichzeitig eine adventive Stängelknospe auf oder aus ihnen sich bildet: so die von Mentha piperita [5]).

Blattgebilde werden von Wurzeln nicht entwickelt. Dagegen bedecken viele Wurzeln ihre Aussenfläche mit H a a r e n. Ohne Ausnahme sind diese Haare einzellig; Ausstülpungen der freien Aussenwände von Epidermiszellen. Cuscuta bildet solche Haare aus der Aussenfläche der H a u b e der in das Gewebe der Nährpflanze eingedrungenen Wurzel.

Die Wurzeln sind in der Entwickelung etwas modificirte Stängelgebilde. Dies ergiebt sich klärlich aus dem Vorkommen allmäliger Uebergänge von unzweifelhaften, blättertragenden Zweigen, welche unterirdisch sich entwickelnd die Wasser einsaugende Verrichtung von Wurzeln vollziehen, zu ächten Wurzeln; und noch deutlicher aus dem Umstande, dass bei gewissen Pflanzen eine und dieselbe adventive Achse während der ersten Periode ihres Daseins als Stängel, in einer späteren als Wurzel sich entwickelt, oder umgekehrt. — Manche pseudoparasitische [6]) Orchideen, wie Epipogum aphyllum, Corallorrhiza innata, entbehren durchaus der ächten Wurzeln. Die Stelle derselben ist vertreten durch unterirdische, mit häutigen Scheidenblättern besetzte, vielverzweigte Aeste, deren mit wurzelhaarähnlichen Papillen besetzte Aussenfläche die Bodenflüssigkeit einsaugt [7]). Bei dem gleichfalls wurzellosen Psilotum triquetrum werden an der Stelle von Wurzeln

1) Hofmeister, Bot. Zeit. 1849, Taf. 4, Fig. 6.
2) Irmisch, Biol. d. Orchideen, Taf. 1, Fig. 27, 28, Taf. 2, Fig. 21, 46.
3) Wie sich aus dem anatomischen Verhältnisse der Einfügungsstelle der Wurzel in den Stamm ergiebt: v. Mohl, verm. Schr., p. 156.
4) Hofmeister a. a. O. p. 648, 651. — 5) Knight, in transact. hortic. Soc. 1, p. 242.
6) Als Pseudoparasiten bezeichne ich die Gewächse, welche auf todten Organismen, beziehendlich auf und in den Resten derselben, z. B. im Humus, ausschliesslich vorkommen.
7) Irmisch, Biol. d. Orchid. Taf. 5, 6.

unterirdische, absolut blattlose Zweige entwickelt, im Aussehen und der Behaarung Wurzeln völlig ähnlich, aber mit unbedecktem Vegetationspunkte und apicaler Verzweigung [1]). Wenn eine solche Achse von ihrem Vegetationspuncte aus allseitig Dauergewebe abschiede, würde sie eine ächte Wurzel sein. — Die Selaginellen mit vierzeiliger Blattstellung, wie S. hortensis, Martensii, stolonifera, überhaupt die meisten der zahlreichen Arten der Gattung, entwickeln aus den Gabelungen ihrer geneigten Stängel, und zwar stets an der dem Zenith zugewendeten Seite, adventive Achsen, welche abwärts sich krümmend mit apicalem Vegetationspuncte wachsen, bis sie den Erdboden erreichen. Bei den grösseren Arten, wie S. stolonifera, Martensii, verzweigen sich diese blattlosen adventiven Achsen noch in der Luft gabelig, selbst wiederholt. Erst wenn die Enden den Boden erreicht haben, scheiden die Vegetationspunkte auch nach der Spitze der Sprossung hin Dauergewebe ab. Das cylindrische Gebilde wird aus einem adventiven blattlosen Zweige eine ächte Wurzel [2]). — Umgekehrt geschieht es bei Neottia nidus avis im Herbste sehr häufig, dass einzelne der zahlreichen Adventivwurzeln, mit denen der kriechende unterirdische Stamm dieser Orchidee dicht besetzt ist, aus ihrer Spitze neue Pflänzchen, adventive beblätterte Achsen entwickeln, die durch Absterben des hintern Theils der Wurzel weiterhin vom mütterlichen Individuum sich lösen [3]). Die Anlegung des neuen Stängels geschieht durch Aenderung der Richtung und durch Steigerung des Wachsthums und der Zellvermehrung im Vegetationspunkte der Wurzel selbst. Dieser hört auf, neues Gewebe der Wurzelhaube zu bilden, nimmt dagegen an Dickenwachsthum zu. Die Wurzelhaube wird abgestreift und abgeblättert; der Scheitel des Vegetationspunkts wird nackt, und entwickelt jetzt ein erstes, sehr zartes, niedriges, häutiges Scheidenblatt.

§ 6.
Auszweigung, Richtung und Anordnung der Zweige.

Die Tracht (der Habitus) der Pflanzenkörper mit verzweigten Achsen ist wesentlich bedingt durch die Richtung der Nebenachsen, und durch das Verhältniss des Maasses der weiteren Auszweigung derselben zur weiteren Auszweigung der relativen oder absoluten Hauptachse. Der Neigungswinkel seitlicher Achsen zur Hauptachse ist für Achsen der nämlichen Ordnung derselben Pflanze im Allgemeinen ein ziemlich beständiger; es schwankt die Neigung der anfänglichen Entwickelungsrichtung der Zweige zur Richtung der Achse nächst niederer Ordnung zwischen engen Gränzen; und es beeinflussen äussere Einwirkungen, wie die Beleuchtung, die Wirkung der Schwerkraft, die ursprüngliche Entwickelungsrichtung der verschiedenen Nebenachsen unter den gewöhnlichen Vegetationsbedingungen des Gewächses in annähernd gleichmässiger Weise. Der Versuch, diese Richtungen in Graden annähernd auszudrücken, wäre ausführbar. Er ist bisher nicht durchgreifend unternommen worden; die beschreibende Botanik begnügt sich mit Ausdrücken wie: der Hauptachse angedrückt, steil aufsteigend, aufsteigend, horizontal abstehend, hängend. — Die räumlichen Beziehungen der ursprünglichen, oft auch der dauernden Entwickelungsrichtung seitlicher Sprossen

1) Bd. 1, S. 158; Leitgeb in Nägeli, Beitr. 4, p. 147. — 2) Leitgeb. Ebend. p. 125.

3) Reichenbach fil., de pollinis Orchid. genes., Lpzg. 1850, p. 10; Irmisch, Biol. d. Orchid. p. 26; Prillieux, in Ann. sc. nat. 4. S. Bot, 5, p. 280, daselbst auch Abbildungen.

gleicher Ordnung zu einander sind noch beständiger. Jeder im Vegetationspunkt einer Achse gegebener Ordnung angelegte Seitenzweig divergirt seitlich um einen bestimmten Bruchtheil des Stängelumfangs von dem nächst älteren, nächst tieferen Seitenzweige gleicher Ordnung — und wenn die ihn tragende Achse eine Nebenachse, und er selbst der erste Seitenzweig derselben ist, um einen bestimmten Bruchtheil des Umfangs der ihn tragenden Achse von der Achse früherer Ordnung. Eine Ebene, welche durch die Längslinie (Medianlinie) eines an einer Achse seitlich stehenden Gebildes und durch die Längslinie der dasselbe tragenden Achse gelegt wird, ist die Medianebene des lateralen Gebildes. Die Winkel, unter welchen sich die Medianebenen zweier longitudinal auf einander folgender Seitenachsen einer Hauptachse schneiden, sind im Allgemeinen constante. Diese Divergenzwinkel betragen in sehr vielen Fällen die Hälfte des Stängelumfangs (180°), und zwar sowohl bei beblätterten, als bei blattlosen Achsen; bei ersteren sowohl bei zweizeiliger, die gleiche Stellung wie die Nebenachsen einhaltender Anordnung der Blätter, als auch (bei Selaginella, den meisten Jungermannieen z. B.) bei von diesem Verhältnisse abweichender Blattstellung. Ein Divergenzwinkel zweier auf einander folgender Aeste von $^1/_3$ des Stängelumfangs (120°) kommt an den blattlosen, unterirdischen, als Wurzeln functionirenden Achsen der Lycopodiacee Psilotum triquetrum vor, ferner bei dem Schimmelpilze Syzygites megalacarpus, besonders deutlich bei seiner früher mit dem Namen Sporodinia grandis bezeichneten Mucorfructification [1]), bei Catenella Opuntia und anderen Florideen. Andere, minder einfache Divergenzwinkel zweier einander folgenden Seitenachsen, Bruchtheile des Stammumfangs, deren Zähler eine höhere Ziffer als 1 ist, kommen an blattlosen Achsen nur bei dicht gedrängter Stellung der Zweige, z. B. in der Inflorescenz von Aroïdeen, von Zea, von Papilionaceen; sehr häufig aber an beblätterten Achsen vor. Die Seitenachsen halten bei solchen ein bestimmtes Stellungsverhältniss zu Blättern ein; die Bezeichnung der Blattstellung (§ 8) gewährt unmittelbar oder mittelbar auch Aufschluss über die der Nebenachsen. Die Zweiganlagen bilden sich an den Stängelenden der meisten Phanerogamen genau über der Mittellinie je des jüngsten Blattes, so dass die Knospen in dem Winkel zwischen der Oberseite der Blattbasis und dem Stängel, in die Blattachsel zu stehen kommen; Axillarknospen sind.

Die meisten Phanerogamen legen gleichzeitig mit jedem neuen Blatte (oder einen sehr kurzen Zeitraum vor dem Hervorsprossen eines jeden neuen Blattes) über der Medianlinie desselben eine neue Seitenachse an; in manchen Fällen auch eine Mehrzahl in eine Längsreihe geordneter solcher Seitenachsen, deren oberste die am raschesten und kräftigsten sich entwickelnde zu sein pflegt, z. B. Laubzweige von Aristolochia Sipho und verwandten Arten; von Gleditschia horrida, triacantha u. A. (die oberste der Seitenachsen wird zu einem Dorn); Embryonen von Trapa natans in der Achsel des einzigen Kotyledon; Embryo von Juglans regia in der Achsel beider [2]). Die von der Längslinie des Stängels divergirende neue Wachsthumsrichtung bringt gleichzeitig mehrere Sprossungen von verschiedener Dignität, gleichzeitig ein Blatt und einen oder mehrere Seitenzweige hervor, die sämmtlich gleiche Richtung der Medianebenen haben; nur innerhalb der gemein-

1) de Bary, in Abh. Senckenb. G. 4. Bd.

2) Schacht, Beitr. z. Anat., Berlin 1854, Taf. 8, Fig. 10, 11.

samen Medianebene verschieden geneigt sind. Die neu angelegte Seitenachse bleibt häufig lange in blattlosem Zustande; ein kleiner, auf späteren Entwickelungsstufen, nach gewaltigem Wachsthum des angränzenden Blatts und der angränzenden Hauptachse leicht zu übersehender Höcker. Aber es giebt nur wenige Fälle, in denen ihr Vorhandensein auf frühesten Entwickelungsstufen nicht mit Gewissheit nachgewiesen werden könnte. Kein derartiger Fall ist mir bei den Achseln der Laubblätter angiospermen Phanerogamen mit Sicherheit bekannt. Selbst in den Achseln der untersten Blätter (der Vorblätter), welche häufig nur als Knospenschuppen ausgebildet sind, werden Seitenachsen als zellige Höcker angelegt, wenn auch in der Regel nicht weiter entwickelt. So z. B. bei Quercus Robur.

Dagegen werden über den Medianen der unteren Blätter des Jahrestriebes vieler Abietineen und Taxineen keine Seitenachsen angelegt; — bei Taxus, bei Abies und Picea erfolgt die Anlegung von Seitenachsen nur über den Medianen der 2—5 obersten Laubblätter des Jahrestriebs; bei den Kiefern beginnt sie viel tiefer, reicht jedoch nicht in die Achseln der 8—21 basilaren Blätter des Jahrestriebs.

In manchen Blüthenständen unterbleibt die Bildung von Blättern unter den Seitenachsen bestimmter Ordnung: in den Inflorescenzen der meisten Aroïdeen, den männlichen Blüthenständen von Ricinus, durchgehends; in denen der Cruciferen und Trifolien unterhalb der oberen Blüthen der Trauben oder Aehren. Besonders schlagende Beispiele des gleichen Verhältnisses sind die absolut stützblattlosen Wickel (§ 7), in welche die männlichen Inflorescenzen der Euphorbien [1]) (die am Ende je eines Zweigs der blumenähnlichen Gesammtinflorescenz einzeln stehenden Antheren), sowie die Seitenblüthen der blattachselständigen Endblüthen der Einzelblüthenstände von Gentiana lutea geordnet sind [2]).

Die Gramineen-Inflorescenzen gehören nur scheinbar in dieselbe Kategorie: auch die Achsen zweiter Ordnung derselben haben, bei Poa annua, Elymus arenarius z. B. Stützblätter, welche ein wenig später über dem Umfang der Hauptachse hervortreten, als die über ihren Medianen entspringenden Zweige. Diese Stützblätter erhalten nur eine geringe, sehr frühe endende Entwickelung; sind an der ausgebildeten Inflorescenz nur als sogenannte »Schwielen« kenntlich. Sehr deutlich ist es auch bei der ersten Anlegung der Inflorescenzen von Papilionaceen, z. B. von Amorpha ersichtlich; dass die Seitenachsen früher über den Umfang der Hauptachse heraus treten, als die sie stützenden Blätter.

Auch bei vielen Farrnkräutern mit zweizeiliger Blattstellung und gabeliger Auszweigung des Stammes steht jeder seitlich gerichtete Gabelzweig vor einem Blatte, z. B. bei Polypodium vulgare, Pteris aquilina an jüngeren Pflanzen und an Seitensprossen [3]), bei vielen Hymenophylleen [4]). Aber nur vor gewissen, nicht vor

---

1) Vergl. Payer, organogénie de la fleur, Taf. 107. Dass P., eine längst beseitigte Vorstellung aufgreifend, die Gesammt-Inflorescenz der Euphorbien für eine Einzelblüthe nimmt, bedarf hier keiner eingehenden Widerlegung; man sehe Röper, Vorgefasste botanische Meinungen, Rostock 1860, 34.

2) Steinheil, in Ann. sc. nat. 2. sér. 12.

3) Hier vom jüngsten Blatte ziemlich weit entfernt; Hofmeister, in Abh. Sachs. G. d. W. 5, p. 630. Bei Polypodium vulgare sind die schwächeren Abzweigungen des Stammendes dem nächstunteren Blatte so fern, dass sie dem nächstälteren, der entgegengesetzten Stängelseite eingefügten Blatte gegenüber zu stehen kommen.

4) Viele Arten von Trichomanes, einige von Hymenophyllum: Mettenius, in Abh. Sachs. G. d. W. 7, p. 603.

allen Blättern werden solche Seitenzweige gebildet. Bei den Laubmoosen mit dreizeiliger und schräg-dreizeiliger Blattstellung entwickeln sich Seitenknospen neben und vor dem Seitenrande bestimmter (nicht aller) Blätter: so bei den Sphagnen [1], den meisten Hypneen. Bei Sphagnum wird, je bei der Bildung eines vierten Blattes, neben demselben (in der Richtung seitlich nach dem nächstjüngsten Blatte hin), eine Seitenachse angelegt, so dass ein nächstjüngerer Zweig von dem nächstälteren um denselben Bruchtheil des Stammumfanges (meist $^2/_5$) seitlich entfernt ist, als ein nächst höheres Blatt von dem nächst niederen; aber in entgegengesetzter Richtung (Fig. 60). So kommt es, dass bei den Sphagnen die Medianebene keiner Seitenachse genau mit der Medianebene irgend eines Blattes zusammenfällt. Weit deutlicher ist dasselbe Verhältniss bei den vierzeilig beblätterten Selaginellen ausgeprägt. Die zweizeiligen Auszweigungen des Stängels liegen hier sämmtlich in der nämlichen Ebene, zu welcher die Medianebenen der Blätter jeder der 4 Längsreihen in Winkeln von ungefähr 45° geneigt sind. Bei Phanerogamen ist eine ähnliche Stellung seitlicher Abzweigungen selten: ein Beispiel bieten blühende Sprossen von Asclepiadeen und Apocyneen. Das Ende der jeweiligen Hauptachse wird zum Blüthenstande. Neben ihr wird eine Seitenachse angelegt, welche zwischen die Insertionen der Blätter des nächstunteren Blattpaares eingefügt ist, und zwar etwas näher nach dem älteren Blatte des zweigliedrigen Wirtels hin. Ausserdem werden an dem Stammende noch weitere zwei seitliche Knospen angelegt; eine über der Mittellinie eines jeden jener Blätter, von denen in den meisten Fällen nur eine zur Ausbildung gelangt.

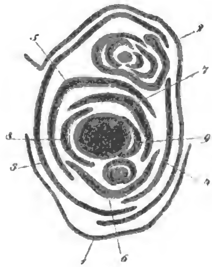


Fig. 60.

Die einfache Nebeneinanderstellung dieser Thatsachen genügt, um zu zeigen, dass ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der Anlegung eines Blattes einer gegebenen Achse und eines Seitenzweiges derselben nicht bestehen kann. Die selbstquälerischen Versuche, welche mehrere Morphologen unternommen haben, die Adventivknospen der Equiseten, die mancher Polypodiaceen und ähnliche Bildungen vermöge der künstlichsten Unterstellungen von Verschiebungen und Verwachsungen als Axillarknospen zu deuten, beruheten offenbar auf dem Wunsche, die Mannichfaltigkeit der räumlichen Beziehungen zwischen Seitenachsen und Blättern unter einen Gesichtspunct zu bringen. Jene Versuche werden ein Ende finden, wenn es allgemein erkannt ist, dass die beiden Wachsthumserscheinungen, deren eine zur Anlegung eines Zweiges, deren andere zur Anlegung eines Blattes führt, zwar häufig vergesellschaftet, nicht selten aber auch völlig getrennt auftreten.

Fig. 60. Querschnitt des Endes der Hauptachse eines kräftigen Individuum des Sphagnum cymbifolium, mit *9* dasselbe umstehenden Blättern, und *2* durch den Schnitt getroffenen Seitenachsen. Die Blattquerschnitte folgen aufeinander in linkswendiger Spirale, mit Divergenzwinkeln von $^2/_5$ der Stammperipherie. Die jüngere, zwischen den Blättern *8* und *9* stehende Seitenachse ist von der älteren, zwischen die Blätter *4* und *5* eingefügten, in der Wendung rechtsum um $^2/_5$ der Stammperipherie entfernt.

[1] Schimper, W. P., Récherches sur les Sphaignes, p. 23.

§ 7.

Verhältniss des Maasses der Auszweigung von Haupt- und Nebenachsen.

Die Existenz einer Achse früherer Ordnung kann durch das in ihrer Scheitelregion erfolgende Auftreten neuer Wachsthumsrichtungen von Achsen späterer Ordnung vollständig aufgehoben werden, wenn die Auszweigung eine ächte Gabelung in gleichstarke Zweige ist. Es kann nach Anlegung seitlicher Achsen die Entwickelung der Hauptachse nach kurzer Zeit gehemmt werden; das Wachsthum, die Auszweigung von Nebenachsen können diejenigen der Fortsetzung der Hauptachse (des Stückes derselben, welches oberhalb der Ursprungsstelle der Seitenzweige sich weiter entwickelt) bald übertreffen, so dass die Summe der Nebenachsen nächsthöherer Ordnung eines Seitenzweiges diejenige der ferneren Auszweigungen ihm gleicher Ordnung seiner Hauptachse überwiegt. Es können endlich die Auszweigungen einer Hauptachse die Auszweigungen jeder einzelnen ihrer Nebenachsen an Zahl übersteigen. Alle diese Verhältnisse zwischen einer Haupt- und ihren Nebenachsen kommen im Pflanzenreiche vor; in ihrem Auftreten, in ihrer Combination sind die verschiedenen Auszweigungsformen der Pflanzenachsen begründet.

Die Verzweigungsformen, bei welchen die Verästelung der Nebenachsen diejenige der Hauptachsen überwiegt, werden im Allgemeinen als cymöse oder centrifugale bezeichnet; als centrifugale deshalb, weil die Endigungen der jeweilig jüngsten Achsen bei dem Fortschreiten der Verzweigung weiter und weiter vom Mittelpunct des Auszweigungssystems sich entfernen. In der reinsten Form treten sie auf bei der ächten Drei- oder Zweigabelung, bei der völligen, sofortigen Aufgebung der bisherigen Entwickelungsrichtung der Achse im Moment der Anlegung beider seitlichen Abzweigungen: z. B. bei der Dreigabelung der Hyphen von Sporodinia, der Zweigabelung der vegetativen Sprossen von Fucus, Metzgeria, der Selaginella hortensis und Martensii. Weit häufiger, als diese Verzweigungsform, findet sich das Erlahmen der Entwickelungsfähigkeit des Endes einer gegebenen Achse nach der Anlegung einer oder mehrerer Seitenachsen. Erlischt das Längenwachsthum und die Verzweigungsfähigkeit einer Achse nach Anlegung zweier Seitenzweige von einander gegenüberstehender Wachsthumsrichtung, und wiederholt sich derselbe Vorgang an jeder Achse nächst höherer Ordnung, so entsteht eine unächte Zweigabelung, eine unächte Dichotomie. Tritt jenes Erlöschen nach Anlegung nur eines Seitenzweiges ein, so bildet sich eine einseitig gerichtete Verzweigung aus. Im einen wie im andern Falle lässt die Untersuchung früher Entwickelungszustände nie einen Zweifel darüber, welche der in Frage kommenden Achsen diejenige früherer Ordnung sei. Die Enden der relativen Hauptachsen eilen in ihrer Entwickelung der frühesten Entwickelung der Seitenachsen stets merklich voraus.

Eine unächte Dichotomie ist bei den Riccieen und Marchantieen, bei Anthoceros, Pellia epiphylla, Blasia pusilla, durchgehends die Verzweigung der vegetativen Sprossen. Es bilden sich hier nahe unter dem wachsenden Vorderende der platten Stängel (da sie allgemein am Vorderrande stark verbreitert, in einer zur Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrechten Ebene ganz vorzugsweise transversal gewachsen sind, neben der vorragenden Mitte des ein-

gebuchteten Vorderrandes rechts und links von derselben) gleichezitig zwei einander opponirte, parallel der Fläche des Stängels sich entwickelnde laterale Sprossen. Nach der Anlegung dieser erlahmt das Wachsthum des Endes des Hauptsprosses. Die Seitensprossen entwickeln sich vorwiegend in die Länge und Breite. Da sie mit ihren einander zugewendeten Seitenrändern an die zwischen ihnen liegenden Endigung des Hauptsprosses angewachsen sind, so ziehen sie diese bei ihrer Weiterentfaltung erheblich in die Breite. Auch mit den Seitenlappen des tief ausgerandeten Vorderrandes des relativen Hauptsprosses verwachsen die nach aussen gekehrten Seitenränder der Nebensprossen. Bei ihrem Hervortreten aus der Einbuchtung des Vorderrands des alten Sprosses stülpen sie diese Flügel auswärts. So wird während der Entfaltung der als unächte Dichotomie angelegten Paare von Seitenachsen die Spur der jeweiligen Hauptachsen-Enden vollständig verwischt, und nur die letzten Endigungen der Sprossen vielverzweigter Pflanzen von Riccia glauca oder fluitans, von Marchantia polymorpha und Fegatella conica lassen die Verzweigung als eine unächt gabelige erkennen, an denen die weiterhin fehlschlagenden Endigungen der relativen Hauptachsen momentan am stärksten prominiren[1].

Eine unächte Zwei- oder Mehrgabelung einer Hauptachse, deren Ende oberhalb der Zweigursprünge auf einer ähnlich geringen Entwickelung stehen bleibt, ist bei Gefässpflanzen nicht bekannt. Die Unterdrückung der Weiterentfaltung der Hauptachse geschieht erst, nachdem sie mindestens etwa den Umfang eines Gliedes ihrer Nebenachsen erreicht hat. So bei einem der einfachsten derartiger Fälle, bei der Verzweigung der Lemnen. Die absolut blattlosen vegetativen Achsen erwachsener Pflanzen von Lemna minor entwickeln sich als Auszweigungen der ein einziges Blatt, den Kotyledon, tragenden Achse des Embryo. Diese Achse, gleich den späteren von blattähnlicher platter Gestalt, legt schon sehr frühe, lange vor der Samenreife, nahe unter dem Scheitelpunkte, e i n e seitliche Achse an, deren Wachsthumsrichtung in der Ebene grösster Ausdehnung des flachen Stängels liegt. Durch Wachsthum des ihr benachbarten Gewebes der Hauptachse wird diese Seitenknospe in einen engen Spalt jener eingeschlossen; durch weiterhin (während der Keimung) eintretendes Wachsthum (Vermehrung und Streckung der Zellen) der Hauptachse tief unter den Scheitel derselben, relativ nahe an ihre Basis gerückt. Die Seitenachse bildet jederseits unter ihrem Endpunkte eine Nebenachse nächst höherer (3.) Ordnung, deren beider Wachsthum vorerst ebenso hinter dem der Achse 2. Ordnung zurückbleibt, wie diese hinter der 1. Ordnung; — die ebenso in Spalten des Gewebes der Achse 2. Ordnung eingeschlossen werden, und die endlich, fast rechtwinklig zur Längslinie

---

1) Die Verzweigung der Anthoceroteen, Riccieen und Marchantieen, der Pellia und Blasia wurde als unächte Dichotomie von mir dargelegt in meinen vergleichenden Untersuchungen p. 1, 13, 34, 43, 48. Gegen meine Auffassung hat Kny Einwendungen erhoben, die mir nicht recht verständlich sind (in Pringsheim's Jahrb. 4, p. 91). In Bezug auf die Thatsachen besteht gar keine Differenz zwischen uns. Auch Kny giebt an (a. a. O. p. 94), dass bei Anlegung von Seitenachsen nach Verbreiterung des Vegetationspunkts ein flacher Lappen in der Mitte der Ausbuchtung vorspringe (das von mir als mittlere Sprossung des Vegetationspunktes oder als Ende der relativen Hauptachse bezeichnete Gebilde). Dass dieser Mittellappen aus zwei (ideellen) Hälften besteht, deren jede je eine der bereits in Wachsthum begriffenen Seitenachsen angehöre (wie Kny will), und die sich zu den Vegetationspunkten der Seitenachsen so verhalten sollen, wie die freien Randlappen: — dies ist eine Vorstellung, welche der leitenden Thatsachen entbehrt, und gegen welche die leicht zu beobachtenden Erscheinungen sprechen. Vor Allen an Riccia fluitans sind die einschlagenden Verhältnisse sehr leicht zu untersuchen. wenn man die Pflanzen nach mehrtägigem Liegen in Alkohol mit Kalilauge behandelt, und dann mit destillirtem Wasser rein auswäscht. Sie werden in Folge dieses Verfahrens sehr durchscheinend, fast durchsichtig. In anderer Weise spricht ebenso schlagend die Art der Anlegung der beiden ersten Seitenachsen der Brutpflanzen von Marchantia gegen Kny. Zu der von Kny ausgesprochenen Annahme, ich scheine den ersten Spross, die absolute Hauptachse, der aus der Spore keimenden Pflanze von Pellia als einen Vorkeim zu betrachten, glaube ich keinen Anhalt gegeben zu haben: es ist für mich sicher, dass Pellia eines Vorkeims entbehrt. — Vergl. auch N. C. Müller, in Pringsheim's Jahrb. 5, p. 13.

der Achse 2. Ordnung sich entfaltend, zwei seitlich spreizende Zweige darstellen. Die fernere Auszweigung vollzieht sich fort und fort in der gleichen Weise. Bei Lemna trisulca bleiben die Achsen einander folgender Ordnung lange Zeit im Zusammenhang; eine Sprosskette dieser Pflanze ist deutlich nach dem beistehenden Schema gestaltet.

Die nächste Ursache des Erlöschens der Entwickelungsfähigkeit des Endes der relativen Hauptachse ist in diesen Fällen unächter Gabelung von rein vegetativen Achsen nicht bekannt (die nahe liegende Annahme, dass die stärkere Entwickelung der lateralen Achsen der Endigung der Hauptachse die Nahrungszufuhr entziehe, würde die Erscheinung nur umschreiben, nicht erklären). In sehr vielen andern Fällen ist es die Ausbildung von Fortpflanzungsorganen oder von Sprossen, welche Fortpflanzungsorgane hervorbringen, an den Enden der Hauptachsen, welche das Auftreten von unächten Dichotomieen, und von cymösen Auszweigungssystemen im Allgemeinen einleitet: die Entwickelungsfähigkeit der Hauptachsenenden wird erschöpft durch die Bildung von Fructificationen, während unterhalb der Fructificationsorgane angelegte Seitensprossen der nämlichen Achse entwickelungsfähig bleiben. Diese Erscheinung ist nicht selten unter Muscineen (den apocarpen Laubmoosen und Jungermannieen), häufig bei Monokotyledonen und Dikotyledonen. Bei Gefässkryptogamen und bei Gymnospermen sind keine hieher gehörigen Fälle mit Sicherheit bekannt.

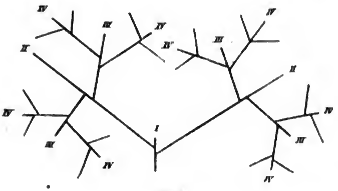


Fig. 61.

In einfacher Form kommen solche unächte Gabelungen in denjenigen Blüthenständen (= Inflorescenzen: der Gesammtheit der Auszweigungen einer Achse, deren Enden sämmtlich oder zum Theile Blüthen tragen, und von denen im letzteren Falle keine rein vegetative Blätter wieder hervorbringt) von Phanerogamen vor, welche an der Endigung der Hauptachse der Inflorescenz nach Anlegung nur zweier Seitensprossen eine Blüthe hervorbringen, und damit die weitere normale Entwickelung der Hauptachse abschliessen [1]). Die reinen unächten Dichotomieen (Dichasien Schimper's), die durch eine lange Reihe von Sprossen aufeinanderfolgenden Bildungen je zweier Seitensprossen unter dem Ende der mit einer Blüthe endenden Achse nächst niederer Ordnung sind ziemlich selten. Als anschauliche Beispiele können Radiola Millegrana, Begonia manicata [2]) Sm. genannt werden. Dagegen ist unter den Dikotyledonen die

Fig. 61. Schema einer unächt dichotomen Auszweigung. Die Enden der Achsen erster und folgender Ordnung sind mit den entsprechenden römischen Ziffern bezeichnet.

---

1) Die ganze Lehre von den Auszweigungen hat sich an der Betrachtung der Blüthenstände ausgebildet: langsam und stockend genug. Die allgemeine Literatur lässt sich kurz zusammenfassen:

C. Schimper, mitgetheilt durch A. Braun, in Flora 1835, p. 188.
A. u. L. Bravais, in Ann. sc. nat. 2. s. t. 7, p. 190.
Steinheil, in Ann. sc. nat. 2. s. t. 12, p. 186.
Wydler, in Flora 1851, p. 289.

Es wird keiner Rechtfertigung bedürfen, dass ich die für die Auszweigungsformen allgemein anwendbaren Gesichtspuncte hier erörtere, obwohl sie an Inflorescenzen gewonnen worden sind. Verhältnisse, welche auf Blüthenstände speciell sich beziehen, wie z. B. Fehlen oder Anwesenheit von Bracteen, Abort bestimmter Achsenenden bei Gräsern und Riedgräsern u. s. w. werden im 3. Bande dieses Buches ihre Besprechung finden.

2) Durch zeitiges Abfallen des Endes der Achsen niederer Ordnung oberhalb der zwei Auszweigungen werden die ersten Verzweigungen der Begonien-Inflorescenzen den ächten Gabelungen scheinbar ähnlich.

Erscheinung überaus häufig, unter den Monokotyledonen nicht selten, dass an den späteren Auszweigungen nur einer der Seitensprossen zur Entwickelung gelangt. Diese einseitige Auszweigung des als unächte Dichotomie angelegten Verzweigungssystems tritt bei verschiedenen Pflanzenformen, je nach specifischer Differenz, bald früher, bald später ein; bei Vielen schon in frühen Stadien der Auszweigung. Von dem Beginn des Unterbleibens der Entwickelung des einen Seitensprosses an verhält sich ein solches Verzweigungssystem in seiner Gestaltung völlig gleich mit demjenigen, an welchem an der Hauptachse ein einziger Seitenspross angelegt wird, der eine einzige Seitenachse bildet, an welcher wiederum nur ein Seitenspross entsteht und so fort, während jedes Achsenende seine Entwickelung beendet, bald nachdem es die Seitenknospe anlegte. Von diesem Falle einseitiger centrifugaler Verzweigung, als dem schärfst ausgeprägten, möge die weitere Betrachtung ausgehen.

Für die Gestaltung eines einseitig ausgezweigten Systems centrifugaler Verästelung ist die Stellung des Seitenzweiges an der jeweiligen Hauptachse entscheidend. Die Erfahrung zeigt, dass der einzige Seitenzweig entweder stets an der nämlichen, der rechten, oder der linken Seite der Medianebene des ihn tragenden Sprosses nächstniederer Ordnung steht (Medianebene einer Sprossung ist die durch ihre Längslinie und die Längslinie der sie tragenden Sprossung gelegte Ebene, vergl. S. 429). In diesem Falle beschreiben die auf einander folgenden Auszweigungen, falls sie schräg aufwärts gerichtet sind, eine Schraubenlinie; bei horizontaler Stellung oder bei der Projection auf eine, zur Längslinie der Achse erster Ordnung des Auszweigungssystems senkrechte Ebene, eine Spirale (Fig. 62, die römischen Ziffern bezeichnen die Ordnungszahlen der Sprossen). Ein solches Verzweigungssystem heisst eine Schraubel oder Bostryx (Schimper), eine helicoide unipare Cyma (Bravais). Dieser Fall ist minder häufig als derjenige, in welchem die Stellung der Seitenzweige zur tragenden Achse von Auszweigung zu Auszweigung wechselt; der Art, dass z. B. an der Nebenachse *I.* Ordn. die Nebenachse *II.* Ordnung rechts von der Medianebene, an der *II.* Ordn. die *III.* Ordn. links von derselben, an der *III.* Ordn. die *IV.* Ordn. wieder rechts von der Medianebene steht, und so fort. Ein derartiges Auszweigungssystem bildet, auf eine durch die Achse *I.* Ordn. transversal gelegte Ebene projieiert, eine Ziekzacklinie (Fig. 63). Es ist bei Blüthenständen (der geocentrischen Aufwärtskrümmung der vor den Seitenzweigen zur definitiven und vollen Entwickelung gelangenden Endigungen der Achsen niederer Ordnung halber) mehr oder weniger in einer verticalen (durch die Lothlinie gelegten) Ebene eingerollt. Aus diesem Grunde hat diese Form der Auszweigung den Namen W i c k e l oder C i c i n n u s (Schimper), scorpioïde unipare Cyma (Bravais) empfangen.

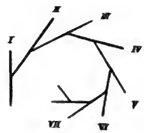


Fig. 62.



Fig 63.

Wickel und Schraubeln lassen nach voller Ausbildung die Enden der jeweiligen Hauptachsen als laterale Bildungen an der Kette der stark entwickelten basilaren Stücke der einander folgenden Achsen consecutiver Ordnung e r s c h e i n e n. Ein derartiges Verzweigungssystem bildet in der Reihe der basilaren Stücke der successiven Achsen eine S c h e i n a c h s e, ein S y m p o d i u m. Frühe Entwickelungszustände zeigen bei allen diesen Auszweigungen, dass die Enden der H a u p t a c h s e n zuerst, die ur-

sprüngliche Entwickelungsrichtung einhaltend, die rascher wachsenden Theile sind; dass sie nur später, durch das gesteigerte Dickenwachsthum der Nebenachsen, zur Seite gedrängt werden.

Beispiele rein ausgebildeter Schraubeln: für vegetative Auszweigungen die Aufeinanderfolge der Wurzelknollen der Ophrydeen; sie entstehen an dem Jahrestriebe stets an der gleichnamigen Seite der Medianebene, so dass nach einer Reihe von Jahren eine Orchis- oder Ophryspflanze ungefähr wieder auf der nämlichen Stelle steht, von der sie ausging[1]. — Für Inflorescenzen: Hauptstrahlen der Inflorescenzen von Hemerocallis fulva (exquisites Beispiel), Hemerocallis flava; die Einzel-Inflorescenzen (die centripetal zusammen geordneten Strahlen der Inflorescenz) von Hypericum perforatum.

Beispiele rein ausgebildeter Wickel: die Aufeinanderfolge der Jahrestriebe von Nardus stricta, Molinea coerulea und vielen anderen perennirenden Gräsern; der Neottia ovata[2], der Convallarien (besonders deutlich bei C. Polygonatum[2]); der Hippuris vulgaris; — die Inflorescenzen, beziehendlich die Hauptstrahlen der Inflorescenzen der Borragineen, der Arten der Gattung Helianthemum, der meisten Hydrophylleen, der Drosera, der Scilla bifolia, der Tradescantien.

Verzweigungssysteme, welche als unächte Dichotomieen angelegt sind, neigen sehr häufig in den späteren Auszweigungen zur Wickel- oder zur Schraubelbildung, indem nur eine der an jeder Achse angelegten zwei Seitenachsen zur Ausbildung gelangt, die andere regelmässig unentwickelt bleibt. So werden z. B. die Blüthenstände der meisten Caryophylleen, Malvaceen, Solanaceen, die der Lineen, Labiaten (die blattachselständigen Einzel-Inflorescenzen) u. v. A. als unächte Dichotomieen angelegt, gehen aber früher oder später, bei vielen Formen sehr frühe, in Wickel über. Die Inflorescenzen von Cynanchum, von Gagea arvensis und lutea, vieler Arten von Allium[4], Hemerocallis, Leucojum aestivum[5] sind in den ersten Auszweigungen unächte Dichotomieen; weiterhin gehen sie in Schraubeln über.

Ein Verzweigungssystem, in welchem jede Achse nächst höherer Ordnung in der Zahl der Auszweigungen hinter der sie tragenden Achse nächstniederer Ordnung zurückbleibt, ist ein racemöses oder centripetales Auszweigungssystem; ein centripetales deshalb, weil die Ursprungsstellen der Achsen vierter und folgender Ordnungen nicht erheblich weiter sich von der Achse erster Ordnung entfernen, als die der Achsen dritter Ordnung, und häufig der Achse erster Ordnung noch mehr sich nähern. Centripetale Verzweigungssysteme sind gekennzeichnet durch das deutliche Hervortreten der Hauptachsen; der absoluten (der Achse erster Ordnung) wie der relativen der weiteren Verzweigungen. Es kommt debei nicht darauf an, dass die Entwickelung der Hauptachse völlig unbegränzt sei, sondern nur darauf, dass die Zahl ihrer Zweige diejenige der Achsen dritter Ordnung einer jeden Achse zweiter Ordnung übertreffe. Centripetal ist die normale Verzweigung aller Bäume; bis zum Eintritt der Blüthezeit bei denjenigen, die eine gipfelständige Inflorescenz, oder eine Gipfelblüthe besitzen (erster Fall z. B. bei Aesculus, Rhododendron,

1) Irmisch, Morphol. d. monokotyl. Knollen-Zwiebelchen, Berlin 1850, p. 153.
2) Irmisch, Biol. d. Orchid. Taf. 2, Fig. 44.
3) Derselbe, Abh. Nat. G. Halle, 3, p. 107.
4) Irmisch, Morph. d. Zwiebelgewächse, Berlin, 1850. p. 267, 273.
5) Wydler, in Flora, 1851, p. 443.

zweiter zugleich mit dem ersten u. v. A. bei Acer, Juglans), und dauernd bei denen, deren Inflorescenzen sämmtlich lateral sind, wie Coniferen, Betula, Prunus bei normalem Wuchse; auch dann, wenn die Enden der Achsen sämmtlich durch irgendwelche Ursache verloren gehen; wie z. B. durch Abwerfen im Herbst bei Taxodium distichum. Centripetal verzweigt sind ferner alle pleurocarpen Laub- und Lebermoose (Hypneen, Frullania, Madotheca z. B.). Centripetale Verzweigungssysteme sind alle Inflorescenzen, welche ächte (vergleiche weiter unten), einfache oder zusammengesetzte Trauben, Aehren, Dolden, Köpfchen darstellen, gleichgültig ob die Achse erster Ordnung der Inflorescenz mit einer Endblüthe schliesst oder nicht. Die Traube von Berberis vulgaris ist darum nicht minder eine Traube, ebenso gut wie die von Mahonia aquifolium, obwohl die Hauptachse jener mit einer Endblüthe abschliesst, diejenige dieser durch Verkümmerung ihre Entwickelung endigt. Die zusammengesetzte Traube von Vitis vinifera, Syringa vulgaris, Fraxinus Ornus ist eine centrifugale Verzweigung, trotzdem dass alle ihre Achsen, die Hauptachse nicht ausgenommen, mit Blüthen endigen; jede Achse früherer Ordnung trägt zahlreichere Seitenachsen, als irgend eine Achse nächst höherer Ordnung. Die Inflorescenz von Panicum miliaceum ist eine Rispe, so gut wie die von Poa annua, obwohl bei Panicum alle Achsen, auch die Hauptachse, mit einer Terminalblüthe endigen, bei Poa keine.

Nichts hat so sehr die Ausbildung einer klaren Anschauung der wesentlichen Differenzen der verschiedenen Verzweigungsformen aufgehalten, als der von A. Pyr. de Candolle zuerst unternommene[1], seither von den meisten Schriftstellern bis auf die neueste Zeit[2] fortgesetzte Versuch, centripetal und centrifugal gebildete Inflorescenzen nach Abwesenheit oder Anwesenheit einer Gipfelblüthe zu unterscheiden; ein Versuch, von dem billigerweise die Thatsache hätte abhalten sollen, dass es traubige Blüthenstände giebt (Agrimonia Eupatorium, Campanula rapunculoides, Dictamnus albus, Triglochin maritimum), die bald mit einer Gipfelblüthe abschliessen, bald nicht[3].

Die Auszweigung erfolgt, während der ganzen Lebensdauer des Individuum, stetig nach demselben Typus bei den meisten Algen, Muscineen, Gefässkryptogamen und Coniferen. Alle Verzweigungen der blattlosen Jungermannieen, der Riccieen und Marchantieen geschehen nach centrifugalem Typus; alle Verzweigungen der Bryopsiden, Sphagnen, Hypneen, Farrnkräuter, Rhizocarpeen, Abietineen, Taxineen und Cupressineen nach dem centripetalen. Nur bei apocarpen Leber- und Laubmoosen kommt die Aufeinanderfolge der centripetalen Verzweigung (in der Jugend der Pflanze) und der centrifugalen (von der ersten Anlegung von Archegoniengruppen ab) vor. Unter den angiospermen Phanerogamen dagegen ist es der weitaus häufigere Fall, dass im Lebensgange desselben Individuum verschiedene Formen der Verzweigung einander folgen. Das Auszweigungssystem der Pflanze wird ein gemischtes, heterogenes. Centripetale Auszweigungen sind nach centrifugalem Typus zusammengeordnet, und umgekehrt. Auch einzelne, bestimmten Functionen dienende Auszweigungssysteme, insbesondere Blüthenstände sind häufig von heterogener Bildung.

---

1) Organogénie, p. 398, 419. — 2) Nägeli u. Schwendtner, Das Mikroskop, 2, Lpz. 1867. p. 607.
3) Die Gipfelblüthe der Traube fehlt besonders üppig entwickelten Inflorescenzen. Bei Campanula, Triglochin ist ihre Anwesenheit Regel, bei Agrimonia, Dictamnus Ausnahme: A. Braun, d. Individuum (aus Abh. Berl. Akad. 1853), p. 52.

Beispiele centrifugaler Zusammenordnung centripetaler Auszweigungen. Die Blüthenköpfchen von Dahlia, Dipsacus sind die Enden von Achsen unächt dichotomischer, zur Wickelbildung neigender Auszweigungen. Die mit einer terminalen Rispe, oder zusammengesetzten Aehre endigenden Jahrestriebe vieler perennirender Gräser bilden in ihrer Aufeinanderfolge einen Wickel (Molinia, Nardus z. B.). Ebenso die mit traubigen Inflorescenzen endenden Jahrestriebe der Convallaria majalis und Polygonatum, der Neottia ovata. Die mit Blüthentrauben abschliessenden Jahrestriebe von Orchis und Ophrys bilden eine Schraubel. — In den Inflorescenzen von Phytolacca decandra sind Trauben zu einem Wickel zusammengestellt; jede Achse vorletzter Ordnung der Inflorescenz endigt als traubiger Einzel-Blüthenstand. Die Lohden der Weinrebe schliessen jede Achse relativ erster Ordnung mit einer Ranke oder einer zusammengesetzten Blüthentraube ab. Die Blüthenköpfchen von Rhagadiolus, der meisten Scabiosen, die einfachen Dolden der Eryngien sind zu Dichasien zusammengestellt, deren spätere Auszweigungen sich als Wickel gestalten. In Schraubeln, beziehendlich in Dichasien, deren Auszweigung bald in die schraubelige übergeht, folgen aufeinander die zusammengesetzten Dolden von Torilis, Caucalis, Scandix, die Köpfchen von Senecio vulgaris [1]. Für die centrifugalen Zusammenordnungen centripetaler Auszweigungen, aber nur für diese, könnte zweckmässig der von den Brüdern Bravais vorgeschlagene Ausdruck Sarmentiden beibehalten werden.

Beispiele centripetaler Gruppirung centrifugaler Auszweigungssysteme. Die Inflorescenzen von Butomus, die reichblüthigeren der Arten von Allium, Gagea sind an einer gemeinsamen Achse dicht gedrängt stehende Einzel-Schraubeln [2]. Die Partial-Inflorescenzen von Hypericum perforatum sind Schraubeln, welche nach Art der Strahlen einer Dolde zusammengeordnet sind; die von Sambucus, Viburnum, Hydrangea sind in ähnlicher Weise zusammengeordnete Dichasien, deren Auszweigungen dritter bis fünfter Ordnung in Wickel übergehen. Zwei Wickel, welche in centripetaler Aufeinanderfolge der Hauptachse des Jahrestriebs entspringen, sind die gewöhnlichste Form der Gesammtinflorescenz der Borragineen; zwei ebenso gestellte Schraubeln diejenige der Erodien. Die Inflorescenz von Aesculus Hippocastanum, Pavia macrostachya besteht aus Wickeln, welche als Achsen zweiter Ordnung in centripetaler Aufeinanderfolge aus der Hauptachse des Blüthenstands entspringen; die Gesammt-Inflorescenzen der Labiaten aus in Wickel übergehenden Dichasien, welche zur Hauptachse des Blüthenstands dasselbe Verhältniss einhalten. Centripetal gruppirte, zu einem Köpfchen zusammengedrängte Wickel bilden die Inflorescenz von Armeria; ähnlich um die den Blüthenstand abschliessende weibliche Blüthe geordnet sind die Wickel männlicher Blüthen der Euphorbien. — Centrifugale Auszweigungen, welche centripetal zu einem Verzweigungssystem zusammen geordnet sind, können den Namen Thyrsen [3] führen.

Die Aenderung der Form der Auszweigung wiederholt sich nicht selten in einem und demselben Auszweigungssystem. So entspringen z. B. bei Cichorium Intybus aus den Hauptachsen blühender Jahrestriebe in centripetaler Folge Zweige,

1) A. u. L. Bravais, a. a. O. p. 13 ff.; Wydler, a. a. O. p. 321.
2) Irmisch, Morph. A. Zwiebelchen, p. 267, 278; Wydler, a. a. O. p. 443.
3) A. P. de Candolle, Organogénie, p. 417.

an denen sich in centrifugaler, schraubeliger Folge Blüthenköpfchen entwickeln: Partialinflorescenzen, deren Seitenachsen centripetal geordnet sind. Die Inflorescenz von Helichrysum arenarium trägt an der, mit einem Köpfchen endigenden Hauptachse centripetal geordnete Zweige, die centrifugal, als zur Wickelbildung neigende Dichasien, sich verästeln; jede Achse dieser Dichasien endigt als ein Blüthenköpfchen mit einer centripetalen Auszweigung.

§ 8.

Stellungsverhältnisse lateraler Sprossungen der nämlichen Achse: longitudinale Entfernung der einen von den anderen.

Zweige entstehen stets, Blätter in der Regel aus einer Achse in von unten nach oben fortschreitender Aufeinanderfolge. Die Neubildung eines Zweiges, oder einer gleichzeitig auftretenden Gruppe von Zweigen, oberhalb des letzt zuvor entwickelten geschieht in jedem Falle nach Erreichung eines bestimmten Maasses des Längenwachsthums des Achsenendes; eines Maasses, das in der Zahl der im terminalen Vegetationspunkte gebildeten Zellen (bei Sphagnum z. B. bei $^2/_5$ Stellung der Zweige und Blätter = 4 Zellen zweiten Grades), oder in der Zahl der aus ihm inzwischen entwickelten Blätter (bei den meisten Phanerogamen = 1, bei Selaginellen z. B. = 16) ausdrückbar ist. In eben solcher Weise bestimmt ist der Entstehungsort eines neu auftretenden Blattes in Bezug auf das nächstniedere, oder das nächsthöhere Blatt. Für aufeinander folgende Blätter oder Zweige, welche derselben Achse angehören, sind die betreffenden Distanzen annähernd gleiche; sie differiren während des ersten Jugendzustands der Knospe nicht merklich. Wenn sie später, nach Entfaltung der Knospe, auffällig verschieden werden, so hat dies seinen Grund in ungleicher Streckung der Internodien; in den extremen Fällen im Eintritt intensiven intercalaren Wachsthums in den einen, im Unterbleiben des intercalaren Wachsthums in den anderen.

Es entspringt aus einem gegebenen Querabschnitt einer Hauptachse entweder nur eine einzige Seitenachse, ein einziges Blatt. Solche Zweige oder Blätter heissen z e r s t r e u t gestellte. Oder es entstehen an der Achse, in genau gleicher Höhe, mehrere Zweige, meh-

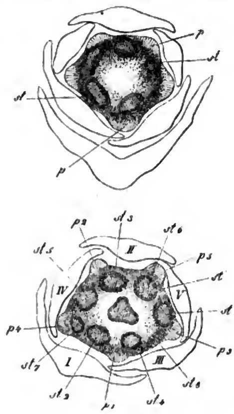


Fig. 64.

Fig. 64. Scheitelansichten zweier aufeinander folgender Entwickelungsstufen der Blüthe des Tropaeolum Moritzianum. An der oberen Figur sieht man zu unterst das querdurchschnittene Stützblatt. Die Kelchblätter, Corollenblätter (*p*) und die fünf bis dahin angelegten Staubblätter (*st*) sind verschieden gross, die jüngsten die kleinsten, und verschieden weit vom Centrum der Blüthenachse entfernt. An der unteren Figur, einer Knospe entnommen, deren drei Carpelle bereits angelegt sind, ist die Grössendifferenz der Petala und Stamina ziemlich ausgeglichen.

rere Blätter: die Bildung ächter Wirtel. Aechte Wirtel (= Quirle) sind Gruppen von Blättern oder Seitenachsen, deren Ursprungsstellen aus der Hauptachse in einer und derselben, zur Längslinie dieser senkrechten Ebene liegen. Eine Mehrzahl zerstreuter Blätter oder Zweige, deren verticale Distanzen sehr gering sind, kann einen unächten Wirtel darstellen. Die Differenz ist eine nur quantitative. — Ein unächter Wirtel von fünf Blättern ist z. B. der Kelch von Tilia, ein ächter solcher die Corolle derselben Pflanze. Bei Lavatera sind Kelch und Corolle beide ächte, bei Tropaeolum beide, und auch der achtgliedrige Staubblätterquirl, unächte Wirtel: alle Blattorgane der Blüthe von Tropaeolum, von den Carpellen abgesehen, entstehen in etwas verschiedener Entfernung vom Centrum der Blüthenachse und keine zwei völlig gleichzeitig (Fig. 64, S. 439).

§ 9.

Stellungsverhältnisse lateraler Sprossungen der nämlichen Achse: seitliche Entfernungen der einen von den anderen.

Neu auftretende seitliche Sprossungen ersten und zweiten Grades (Nebenachsen und Blattgebilde) einer gegebenen Achse stehen entweder genau über (oder unter) den nächst benachbarten gleichwerthigen seitlichen Sprossungen; — oder ihre Einfügungsstelle ist um einen bestimmten Theil des Achsenumfanges von der jener nächst benachbarten seitlich entfernt. Entstehen (bei Bildung ächter Wirtel) mehrere laterale Sprossungen an einer Achse in derselben transversalen Durchschnittsebene, so sind zwischen dieselben bestimmte Theile des Umfangs der Hauptachse eingeschaltet, und der Wirtel steht in einem in ähnlicher Weise festgestellten Verhältnisse zu der in verticaler Richtung nächsten seitlichen Sprossung oder dem nächsten Wirtel solcher Sprossungen, wie ein einzelner Zweig oder ein einzelnes Blatt zu seinem nächsten Nachbar.

Das Stellungsverhältniss zweier in gleicher oder verschiedener Höhe nächst benachbarter Blätter oder Zweige derselben Hauptachse wird durch den Winkel ausgedrückt, unter welchem die Medianebenen der beiden Gebilde in der Achse des diese tragenden Stängels sich schneiden. Dieser Winkel heisst der Divergenzwinkel zweier einander nächst benachbarter Blätter oder Zweige. Der zwischen seinen Schenkeln eingeschlossene Bogen des Umfangs der Hauptachse lässt sich am bequemsten als ein Bruchtheil dieses Umfanges bezeichnen: die laterale Distanz zweier einander folgender Zweige oder Blätter beträgt einen Bruch der Peripherie der Hauptachse, dessen Zähler und Nenner meist niedere Zahlen und nothwendig unter sich Primzahlen sind. — Ist der Divergenzwinkel ein anderer als die Hälfte des Stängelumfangs, so kann er sowohl durch den Bruch $< 1/2$ als durch den $> 1/2$ angegeben, und es kann eine kleine und eine grosse Divergenz unterschieden werden. Für zwei einander folgende Blätter z. B., deren oberes $3/8$ des Stängelumfangs vom nächst unteren seitlich entfernt steht, ist die kleine Divergenz $3/8$, die grosse $5/8$. Da die Bezeichnung der kleinen Divergenz die bequemere ist, soll sie im Folgenden ausschliesslich gebraucht werden.

Die Bestimmung des Divergenzwinkels einander folgender gleichwerthiger seitlicher Sprossungen derselben Hauptachse wird dadurch sehr erleichtert, dass erfahrungsmässig die grosse Mehrzahl der Seitenzweige sowohl, als der

Blätter eines und desselben Sprosses annähernd gleiche Divergenzwinkel unter sich einhalten. (Von dieser Regel machen nur die untersten seitlichen Gebilde eines gegebenen Sprosses eine häufige Ausnahme.) Wenn ein Spross eine Vielzahl von Blättern [1]) in verschiedener Höhe entwickelt, deren Divergenzwinkel den Bruchtheil $\frac{z}{n}$ des Stängelumfangs beträgt, so werden die Insertionspunkte (die Punkte, in denen die Medianlinien der Blätter die Stängelfläche schneiden) der Art vertheilt sein, dass das $n+1$te Blatt vertical über ein beliebiges erstes zu stehen kommt, von welchem aus man die Zählung beginnt. Wenn man den (von oben nach unten oder umgekehrt) 1ten, 2ten, 3ten ... $n$ten Punkt eines auf die Fläche eines Cylinders in differenten Höhen aufgetragenen Systems seitlich um die Grösse $\frac{z}{n}$ äquidistanter Punkte durch eine Linie verbindet, so ist diese Linie eine die Achse jenes Körpers umkreisende Schraubenlinie, die bis zum $n+1$ten Punkte z Umgänge macht. Legt man durch jeden der Punkte eine der Achse des Körpers parallele Linie, so kommen auf den Umfang des Körpers deren n von gleicher seitlicher Entfernung. Wird das System der Punkte weiter fortgeführt, so dass die Punkte $n+1$, $n+2$ u. s. f. bis zur mehrmaligen Wiederholung des Punktsystems 1 bis n, etwa bis zu dem Punkte $5n+1$ aufgetragen werden, so sind die Punkte in n der Achse des Stängels parallele Längsreihen (Zeilen, Orthostichen), und in eine den Stängel umkreisende Schraubenlinie (Grundwendel, Grundspirale der Stellung) geordnet. Die Anzahl aufeinander folgender Glieder (Punkte) eines solchen Stellungsverhältnisses, welche in verticaler Distanz von einem gegebenen Gliede der Stellung bis zu dem senkrecht darüber stehenden Gliede sich befindet, wird Abschnitt oder Cyclus des betreffenden Verhältnisses genannt. Jeder Abschnitt enthält in z Umgängen des Grundwendels um die tragende Achse n Glieder. Diese Stellungsverhältnisse springen an beblätterten Achsen sofort in die Augen, wenn die Anzahl der Orthostichen gering ist, und um so deutlicher, je grösser die verticalen Distanzen der einzelnen Punkte sind: so z. B. bei der Divergenz $\frac{1}{2}$ bei den Laubblättern aller Gräser und Schwertlilien; bei derjenigen von $\frac{1}{3}$ bei denen der Carices, bei der von $\frac{2}{5}$ bei Robinia pseudacacia, Sarothamnus scoparius, Jasminum fruticans. Ist die Zahl der Orthostichen gross, so bedarf es zur Bestimmung des Divergenzwinkels der Benutzung der in jedem Stellungsverhältniss, das mehr als zwei Orthostichen besitzt, hervortretenden schrägen Zeilen oder secundären Reihen der Punkte, welche bei Vielzahl der Orthostichen (z. B. an Tannenzapfen, Mammillarien) weit deutlicher in die Augen fallen, als die Orthostichen selbst, dafern der Stängel nicht den Orthostichen entsprechend verlaufende Längsrippen trägt, wie dies bei Echinocacten, Melocacten und vielen Arten der Gattungen Cereus und Rhipsalis der Fall ist. — Ist in einer Ebene ein System von Punkten in gleichen seitlichen Abständen und in verschiedenen Höhen von unter sich gleichen oder wenig differenten Entfernungen vertheilt, so bilden diese Punkte schräge Reihen, deren Zahl zu derjenigen der verticalen Reihen in bestimmtem Verhältnisse steht. Auf der Fläche eines Rotationskörpers erscheinen sie als schräge, den Körper schraubenlinig umlaufende Reihen verschiedener Neigung, Parastichen, Schrägzeilen, von denen unter sich

1) Im Folgenden soll, der Kürze halber, für »laterale Sprossungen ersten und zweiten Grades« (Zweige und Blätter) zunächst der Ausdruck »Blätter« allein gebraucht werden.

parallele in Mehrzahl vorhanden sind. Auf der von einem cylindrischen Stängel abgewickelt gedachten Aussenfläche desselben stellen sich die Punkte, die den Einfügungsstellen der Blättter oder Zweige in den Stängel entsprechen, als Systeme

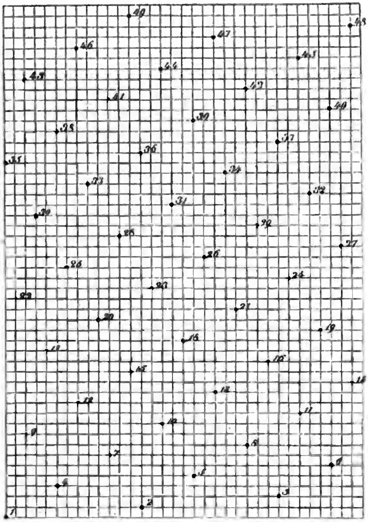


Fig. 65.

paralleler Schrägreihen differenten Inclinationswinkels dar, wie in Fig. 65; auf der Projection eines Kegels oder Paraboloïds (eines paraboloïdischen Stängelendes z. B.), auf eine Kreisfläche bilden sie Spiralen verschiedener Richtung und Enge der Windung, wie in Fig. 66. Wie man aus jeder Construction sich leicht überzeugt, haben alle solche Punktreihen die Eigenschaft, dass jedes einzelne Glied einer gegebenen Reihe über dem nächstniederen oder unter dem nächsthöheren (centrumnäheren oder centrumferneren) Gliede der nämlichen Reihe um eine Zone (einen zwischen zwei, durch jene beiden Punkte gelegte parallele, zur Längslinie oder Achse des Punktsystems senkrechte Ebenen eingeschlossenen Abschnitt) der die Punkte tragenden Fläche entfernt steht, welche Zone so viele Punkte enthält als Reihen von gleicher Neigung (also Parallelreihen) mit der gegebenen auf einem Querdurchschnitt der Ebene abgezählt werden können. Wenn z. B. bei irgend einem Stellungsverhältnisse die parallelen Schrägzeilen einer bestimmten Neigung in Dreizahl vorhanden sind, wie in der Figur 65 die nach rechts geneigten, so sind die Glieder der von einem beliebigen ersten Punkt aus gezählten ersten Reihe der 1te, 4te, 7te u. s. w. Punkt, die der zweiten der 2te, 5te, 8te u. s. w. Punkt, die der dritten der 3te, 6te, 9te u. s. w. Punkt. Dasselbe gilt, wie ein Blick auf die Figuren 66, 67 und folgende zeigt, für alle übrigen schrägen Reihen und Spiralen: für die steileren mehrzähligen sowohl, als für die minder steilen wenigzähligen. An jedem, nach den oben ausgesprochenen Voraussetzungen geordnetem Stellungsverhältnisse springen zwei Systeme entgegengesetzt geneigter und verschiedenzähliger Schrägreihen sofort in die Augen. Es wird dadurch zu einer leicht lösbaren Aufgabe, die Glieder des Stellungsverhältnisses sämmtlich zu beziffern.

Haben die einzelnen Glieder eines Blattstellungsverhältnisses hinreichende Grösse, so kann man die Ziffern direct auf dieselben schreiben: ein bequemes Verfahren z. B. bei grösseren Coniferenzapfen oder bei Blättern eines sterilen Sprosses eines Sempervivum. Wo die Kleinheit der Objecte dies hindert, fertigt man sich zweckmässig eine Construction auf Papier, ein

Netz aus zwei Systemen sich kreuzender Parallellinien verschiedener Neigung (oder aus sich kreuzenden Spiralen von zweierlei Enge der Windung), deren Neigungswinkel denen des Objects möglichst ähnlich ist, und in welche man die Ziffern der Glieder provisorisch einträgt.

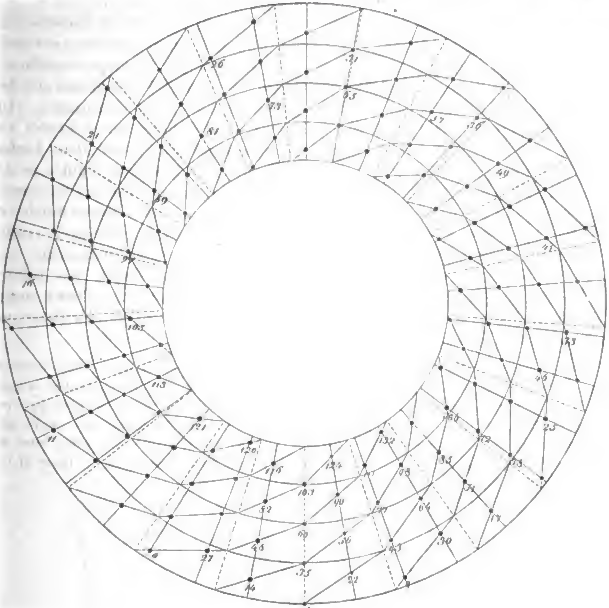


Fig. 66.

Nach geschehener Bezifferung einer mässigen Zahl von Gliedern, die eine der Längsachse des Systems parallel verlängerte Gruppe bilden, ergiebt sich sofort durch den Augenschein, welche Ziffer ein Punkt trägt, der der Achse parallel über dem ersten der Bezifferung steht, und diese Zahl weniger Eins ist (wie oben gezeigt) die der Orthostichen. Es lässt sich unschwer ermitteln, welche Schrägzeilen die steilsten, von den Orthostichen mindest divergirenden sind, und um wie viele Glieder die aufeinander folgenden Ziffern derselben auseinander liegen: mit anderen Worten wievielzählig die steilsten Reihen an einem Querdurchschnitt der Achse sich vorfinden. Die Summe der Schrägzeilen der beiden steilsten Zeilensysteme entgegengesetzter Neigung ist bei jedem denkbaren Stellungsverhältniss gleich der Zahl der Orthostichen. Alles dies ergiebt sich sofort aus der Betrachtung schematischer Aufrisse verschiedenartiger Stellungsverhältnisse, z. B. der beigegebenen Figuren 67 und 68. Mit der Zahl der Orthostichen ist aber der Nenner des

Bruches gegeben, welcher die Divergenz bezeichnet. Um auch den Zähler dieses Bruches in allen Fällen mit voller Sicherheit zu finden, ist es das Bequemste, die gefundenen Orthostichen durch die entsprechende Zahl von Parallellinien gleicher Entfernung graphisch darzustellen, und in dieses Liniensystem eines der steilsten der abgezählten Systeme von Schrägzeilen durch schiefe Parallellinien gleicher seitlicher Entfernung einzutragen. Die Durchschnittspunkte der beiderlei Linien entsprechen dann den Einfügungsstellen sämmtlicher Punkte in der Ebene; man hat den Aufriss des ganzen Stellungsverhältnisses übersichtlich vor sich, und kann mit Leichtigkeit ermitteln, in der wievielten Orthostiche, von einem gegebenen Punkte aus seitlich gezählt, der nächsthöhere Punkt steht: und damit ist auch der Zähler des zur erschöpfenden Bezeichnung der Divergenz genügenden Bruches gefunden.

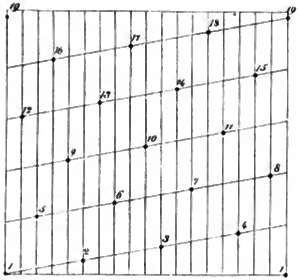


Fig. 67.

Es wird nicht überflüssig sein, diese Operation an dem Beispiele eines seltener vorkommenden Stellungsverhältnisses zu erläutern. Eine mir vorliegende Inflorescenz der Aroïdee Monstera deliciosa Schott. zeigt als augenfälligste Schrägzeilen 14 linkswendige, 17 rechtswendige und 3 linkswendige. Eine Bezifferung der einzelnen Blüthen ergiebt, dass je die 32te Blüthe über einer gegebenen ersten steht; die 14- und 17zähligen Schrägzeilen sind die steilsten überhaupt vorkommenden; die Zahl der Orthostichen ist somit 31. — Diese 31 Orthostichen sind die verticalen Parallellinien der beistehenden Fig. 68 (die 32te ist, ebenso wie je die letzte in den übrigen Schematen, die Wiederholung der ersten). In den von den 31 Interstitien dieser Orthostichen eingenommenen Raum wurden die 14 linksumläufigen (nach rechts geneigten) parallelen Schrägzeilen der Art eingetragen, dass der Anfang der ersten mit einer Blütheninsertion der ersten Orthostiche zusammenfiel, und dass die Distanz zwischen je zweien dieser Schrägzeilen $^1/_{14}$ des von den 31 Orthostichen eingenommenen Raumes — des abgewickelten Stängelumfangs — betrug. Da nun jede Kreuzung einer Orthostiche mit einer

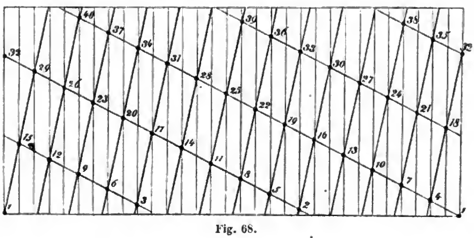


Fig. 68.

Fig. 67. Schema eines Stellungsverhältnisses nach der Divergenz $^5/_{18}$.
Fig. 68. Schema eines Stellungsverhältnisses nach der Divergenz $^{11}/_{31}$.

der schrägen Linien die Stellung einer der Blüthen ausdrückt, so ergiebt sich, dass jede nächsthöhere Blüthe der 11ten Orthostiche, von der nächsttieferen nach links gezählt, angehört; dass die Stellung der Blüthen nach der Divergenz $^{11}/_{31}$ geordnet ist, und dass der Grundwendel dieser Stellung rechtsumläufig ist. — Will man ein Stellungsverhältniss auf eine Kreisfläche projiciren, so trägt man die Orthostichen als Radien gleicher Divergenz ein, wie in Fig. 69 die 34 ausge-

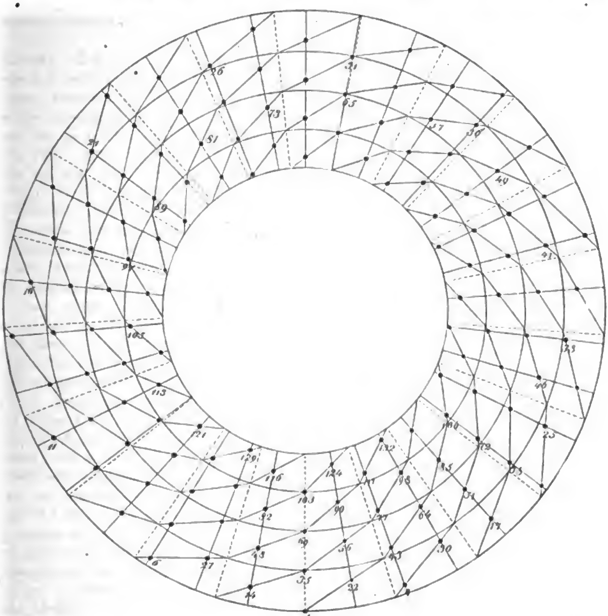


Fig. 69.

zogenen Linien. Dann theilt man den Kreis in so viele gleichgrosse Ausschnitte, als man Schrägzeilen einzutragen beabsichtigt (in Fig. 69 geschah dies durch die 21 punktirten Radien). Construirt man nun eine Anzahl zum Contour der Construction concentrischer Kreise, und zieht man von den Durchschnittspunkten jener minderzähligen Radien mit jedem der Kreise zu dem seitlich nächsten solchen Durchschnittspunkt mit dem nächst inneren Kreise gerade Linien in einer Richtung, welche dem Laufe der betreffenden Schrägzeilen entspricht, so stellen diese Linien die Chorden von Abschnitten unter sich gleichsinniger Schraubenlinien dar, welche jenen Schrägzeilen entsprechen. Der Durchschnitt jeder jener Chorden mit einer der Orthostichen kann (ohne merklichen Fehler) dem Insertionspunkt eines lateralen Gebildes gleichgesetzt werden. (Fig 69. ist die Projection des Stellungsverhältnisses der in eine plane Ebene gerückten, nach der Divergenz $^{13}/_{34}$ stehenden Schuppen des unteren Theils aufgesprungener Zapfen von Pinus Laricio, an denen 13 und 21 Schrägzeilen besonders augenfällig sind.)

Kleine Ungenauigkeiten der Zeichnung, Fehler in der Distanzirung der Liniensysteme trüben nicht wesentlich das Ergebniss, dafern man nur die Schrägzeilen recht steil in die Zeichnung einträgt.

Dasselbe Resultat lässt sich auch durch Rechnung gewinnen[1]. Die Grössen, mit denen gerechnet werden muss, lassen sich aber bei verwickelteren Stellungsverhältnissen nicht mit Sicherheit unmittelbar vom Object ablesen: zu ihrer Ermittelung ist eine Construction nöthig. Wenn man aber diese ausführt, so legt sie das Wesen des Stellungsverhältnisses unmittelbar vor Augen, und man kann die Rechnung sparen.

Bei Untersuchung mancher gedrängter Stellungsverhältnisse wird man finden, dass die Zahlen der steileren Schrägzeilen entgegengesetzter Neigung nicht Primzahlen unter sich sind, sondern dass sie einen gemeinsamen Divisor haben. Die Staubblätter von Pulsatilla vulgaris z. B. sind in der Knospe Anfangs Winters deutlich in 9 und 15 entgegengesetzt geneigte Schrägzeilen geordnet. Die Bezifferung der Glieder dieser Reihen (Fig. 70, oberer Theil) ergiebt, dass das 40te Blatt über dem ersten steht; dass die steilsten Reihen die 15- und 24-zähligen sind; somit ist die Zahl der Orthostichen 39. Legt man durch diese 39 Orthostichen 9 oder 15 schräge Parallelllinien gleicher Distanz, so erhält man die beistehende Construction, welche auf den ersten Blick zeigt, dass hier auf gleicher Höhe der Blüthenachse mehrere Staubblätter stehen, und zwar in derjenigen Zahl (= 3), welche der gemeinsame Divisor der Zähligkeit der Schrägzeilensysteme steilster Neigung und der Orthostichen ist. Es sind hier Wirtel aus je drei, um $1/3$ des Achsenumfangs von einander entfernten Gliedern der Art gegen einander seitlich verschoben, dass jeder nächsthöhere um $5/39$ des Achsenumfanges vom nächstniederen abweicht. Es ist die Stellung nach der Divergenz $5/13$ dreimal an der gleichen Achse wiederholt (wie dies die Bezifferung in der unteren Hälfte der Fig. 70 ausdrückt). Die Construction ergiebt, dass analoge Verhältnisse überall da obwalten, wo die Zahlen von Schrägzeilen gemeinsame Divisoren haben. So z. B. bilden in den Inflorescenzen von Dipsacus Fullonum die Blüthen meist 26 und 42 Schrägzeilen entgegengesetzter Neigung; die Zahl der Orthostichen ist 68; die Stellung ist die in zweigliedrige Wirtel, welche um $13/68$ des Stängelumfangs gegen einander verschoben sind; eine Ausbildung der Stellung nach $13/34$ auf je einer Längshälfte der Inflorescenzachse.

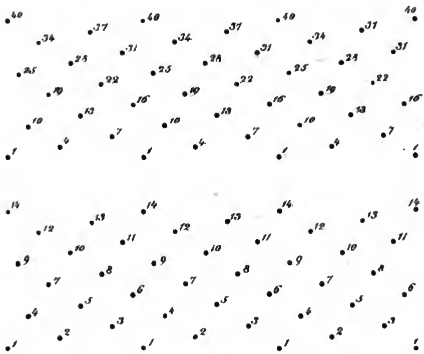


Fig. 70.

Die überwiegende Mehrheit der im Pflanzenreiche vorkommenden Stellungsverhältnisse ist der Art beschaffen, dass eine noch weniger Zeit und Mühe in Anspruch nehmende Methode der Bestimmung derselben zum Ziele führt; und es sind diese, die gewöhnlichst vorkommenden Stellungsverhältnisse an charakteristischen Eigenschaften kenntlich, wie das Folgende zeigen wird.

1) Naumann, über den Quincunx als Grundgesetz der Blattstellung. Lpz. 1845, p. 26; — Ohlert, in Poggend. Ann. 93, p. 260.

Thatsächlich im Pflanzenreiche vorkommende Stellungsverhältnisse. Die Einfügung von Seitenachsen oder Blättern, die unmittelbar nach einander entstanden sind, *vertical* über einander (*einzeilig*) kommt nur an Gewächsen einfacheren Baues in einiger Ausdehnung vor. Nach der Divergenz $^1/_1$, senkrecht über einander, stehen die Achsen höherer Ordnung (die letzten Auszweigungen) z. B. von Cladophora glomerata und verwandten Formen, von Plocamium coccineum. An Muscineen und Gefässpflanzen ist eine solche Stellung seitlicher *Zweige* nirgends beobachtet; für Blätter nur an den Riccien, deren Blätter auf der Unterseite der bandförmigen Stängel in einer einzigen Längsreihe entstehen, bei vielen Arten aber später in zwei Hälften zerrissen werden[1], und an wenigen Monokotyledonen, insofern bei Calla palustris und Triglochin palustre vertical über dem ersten, rudimentären, als Niederblatt entwickelten Blatte lateraler vegetativer Sprossen das erste Laubblatt steht[2]. Bei Weitem die meisten einander superponirten seitlichen Sprossungen der gleichen Dignität fallen nicht genau übereinander; es besteht zwischen ihnen eine Divergenz bestimmten Maasses[3]. In der Grösse dieser Divergenz besteht eine grosse Mannichfaltigkeit. Immerhin aber sind die Divergenzwinkel einander superponirter Blätter oder Zweige der meisten Pflanzen Glieder einer und derselben Reihe; der Reihe der Partialwerthe des unendlichen Kettenbruches $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots\ldots}}}$

und betragen demnach (annähernd, aber nicht völlig genau, vergl. weiter unten) $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$, $^{34}/_{89}$, $^{55}/_{144}$ u. s. w.[4] des Umfanges der tragenden Achse. Als Partialwerthe eines Kettenbruches sind die Glieder der Reihe wechselnd grösser und kleiner als ein benachbartes Glied, und es sind das 3te und die folgenden Glieder sämmtlich Grössen, welche zwischen $^1/_2$ und $^1/_3$ des Stängelumfanges in der Mitte liegen, — *unvollständig dreigliedrige* Stellungsverhältnisse, wechselnd näher an die Divergenz $^1/_2$ (die Divergenzen $^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$ u. s. w.) und wechselnd näher an diejenige $^1/_3$ gerückt (die Divergenzen $^3/_8$, $^8/_{21}$, $^{21}/_{55}$ u. s. w.). Die Glieder dieser *Hauptreihe* der Stellungsverhältnisse sind Annäherungswerthe z. B. an den Bruch $\frac{17711}{46368}$ (Partialwerth des 23ten Gliedes der Reihe) und an den diesem Bruche entsprechenden Winkel von 137° 23′ 28″. — Schon die Partialwerthe $^5/_{13}$ und $^8/_{21}$ differiren um wenig mehr als 1°; diejenigen $^{13}/_{34}$ und $^{21}/_{55}$ um wenig mehr als 6′. Aus der Geringfügigkeit dieser, den Gränzen möglicher Beobachtungsfehler sich nähernder Unterschiede erhellt, wie unthunlich es ist, aus der directen Messung des Divergenzwinkels

---

1) Kny, Pringsh. Jahrb. 5, p. 371. Besonders leicht und deutlich ist dies Verhältniss an Riccia fluitans (nach Einlegung der Pflanzen in Alkohol, zur Austreibung der Luft aus den Intercellularräumen) wahrzunehmen. Hier zerreissen die Blätter nicht.

2) Döll, Rheinische Flora, p. 71. Ueber die anscheinend hieher gehörigen Fälle in der Inflorescenz von Cytisus, Amorpha u. a. Papilionaceen vgl. § 11, 14.

3) Scheinbare Ausnahmen von dieser Regel, die im Baue mancher phanerogamer Blüthen sich finden, beruhen auf dem Verkümmern einzelner Gebilde oder ganzer Kreise (Wirtel) von Blättern, oder auf Abweichungen von der gewöhnlichen und aufsteigenden Entwickelungsfolge, vgl. § 11.

4) C. Schimper, Beschreib. d. Symphytum Zeyheri, Abdr. aus Geiger's Mag. f. Pharmacie, Heidelb. 1835, p. 79.

zweier auf einander folgender seitlicher Gebilde das Maass eines complicirteren Stellungsverhältnisses zu finden [1]).

Beispiele von Stellungsverhältnissen, welche der Hauptreihe angehören: Die zweizeilige Verzweigung blattloser Achsen (mit Divergenz von $180^0 = 1/2$) ist überaus verbreitet unter den Algen; Beispiele: Vaucheria, Bryopsis, Gigartina, Laurencia, Fucaceen. Meist werden hier ächte Dichotomieen gebildet. Sie ist die einzige bekannte Verzweigungsweise der blattlosen Jungermannieen, der Marchantieen und Riccieen: als ächte Dichotomie bei Metzgeria, Aneura, als unächte bei Pellia, den Marchantieen und Riccieen auftretend. Blattlose Achsen von Farrnkräutern verzweigen sich, wenn überhaupt, in einer und derselben Ebene dichotom: so der kriechende Stamm von Pteris aquilina an alten, sehr kräftigen Pflanzen. Das Achsenende bildet fort und fort Gabeläste, von denen wechselnd der nach rechts und der nach links abgezweigte hinter dem anderen in der Entwickelung zurück bleibt. Die schwächer sich ausbildenden Gabelungen allein bringen Blätter hervor; die stärker sich entwickelnden nie. Man findet nackte, blattlose Stammenden, welche bis 20 C.M. weit über den jüngsten Gabelast vorragen, der selbst bei 5,8 C.M. Länge noch keine Anlage eines Blattes gebildet hat [2]). — Die gleiche Verzweigungsweise beblätterter Achsen, deren Blätter anderweitige Stellungsverhältnisse einhalten, zeigen viele Jungermannieen: bei Frullania, Lepidozia reptans, Madotheca u. A. stehen die Blätter dreizeilig (zwei Längszeilen von Oberblättern, eine von Unterblättern); die Seitenachsen dagegen stehen (sie richten sich nicht blos) zweizeilig alternirend. Bei Blasia pusilla kommt die gleiche Verzweigung (in der Form unächter Dichotomie) bei vierzeiliger Blattstellung vor (zwei Reihen von Oberblättern an den Rändern der platten Stängel, zwei Reihen von Unterblättern auf deren Unterseite). Die Verzweigungen liegen hier in einer Ebene, welche die Interstitien zwischen den Reihen der Oberblätter und der Unterblätter schneidet [3]). Die zweizeiligen Blätter der Unterseite der Marchantieen entsprechen den Unterblättern von Blasia; die dem Rande der blattähnlich flachen Stängel eingefügten Oberblätter fehlen hier. Die Verzweigung ist die gleiche, wie bei Blasia [4]). Zweizeilig ist auch die Verzweigung der vierzeilig beblätterten Stängel der meisten Selaginellen. — Nach der Divergenz $1/2$ sind ferner geordnet u. v. A. z. B. die Laubzweige und Laubblätter aller Gräser, die von Fagus, Celtis, Ulmus, Vitis, Tilia, der meisten Vicieen;

nach $1/3$ die Laubblätter und Laubzweige der Carices und Scirpi, die Blätter der meisten Jungermannieen;

nach $2/5$ (häufigstes Stellungsverhältniss bei Dikotyledonen) u. v. A. die Laubblätter und Zweige von Quercus, Populus, Robinia, der meisten Rosen, Borragineen;

nach $3/8$ die Laubblätter der Polytrichen (gewöhnlich), die von Parietaria erecta, Antirrhinum majus, Raphanus, Brassica, Hieracium Pilosella;

nach $5/13$ die Laubblätter der grösseren Arten von Verbascum, von Rhus typhinum, Pinus canadensis;

nach $8/21$ die Laubblätter schmächtiger Zweige und die Schuppen der meisten Zapfen von Pinus Abies L. und Pinus Picea L.;

nach $13/34$ die Laubblätter der kräftigeren Sprossen derselben Pinus-Arten; die chlorophyllosen Blätter der relativen Hauptachsen der meisten Kiefern, die Zapfenschuppen von Pinus Laricio Poir., die Blüthen in den Köpfchen von Rudbeckia;

nach $21/55$ die Blätter der Haupttriebe vieler Fichten und Tannen, die Warzen (rudimentären Seitensprossen) vieler Mammillarien (bei denen auch noch höhere Glieder derselben Reihe vorkommen), die Blattgebilde der Blüthen von Ilicium floridum;

nach $55/144$ die Bracteen und Blüthen kräftigerer Inflorescenzen von Helianthus annuus [5]).

1) A. Braun, in N. A. A. C. L. 15, 1, p. 238.

2) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W., 5, p. 630; — und in Pringsheim's Jahrb. 3, p. 282.

3) Hofmeister, vergl. Unters. p. 25. — 4) Ebend. p. 43, 48.

5) Zahlreiche weitere Beispiele bei Schimper a. a. O. p. 101 ff., und bei A. Braun, a. a. O. p. 265 ff.; Naumann a. a. O. p. 69 ff.

Wesentlich von der Hauptreihe der Stellungsverhältnisse verschieden sind diejenigen, deren Divergenzwinkel weniger als ein Drittheil des Stängelumfanges beträgt. Sie kommen nicht häufig vor; nur selten sind sie normal einer bestimmten Pflanzenform zugehörig; öfters finden sie sich als vereinzelte Ausnahmen an Gewächsen, deren laterale Sprossungen in der Regel nach Divergenzen der Hauptreihe angeordnet sind. Am zahlreichsten treten unter diesen Divergenzen solche von $^1/_4$ und Mittelwerthe zwischen $^1/_3$ und $^1/_4$ auf; Partialwerthe des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots\ldots}}}}$$

und Glieder der Reihe $(^1/_3)$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$, $^8/_{29}$, $^{13}/_{47}$.

Nach $^1/_4$ stehen z. B. die Bracteen der Hauptachse der Inflorescenz von Restio erectus, Thamnochortus scariosus, nach $^2/_7$ die Blätter von Melaleuca ericaefolia Sieb., die Blätter (Stachelbüschel) von Euphorbia heptagona, die von Sedum sexangulare, die Deckblätter der weiblichen Inflorescenzen von Carex vesicaria, vulgaris Fr. und anderer Arten der Gattung; nach $^3/_{11}$ und $^5/_{18}$ nicht selten die Blätter von Sedum reflexum und die Warzen von Opuntia vulgaris. Als nicht seltene Ausnahme kommt $^5/_{18}$ Stellung bei den Zapfenschuppen der Rothtanne vor; weitere Glieder der Reihe als vereinzelte Ausnahmefälle in dicht gedrängten Inflorescenzen von Plantago-Arten, von Compositen, Betulineen und Abietineen[1].

Stellungsverhältnisse, deren Divergenz kleiner ist als $^1/_4$, treten noch seltener und vereinzelter auf, als die oben erwähnten. — Divergenzen, welche Partialwerthe des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{4+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots\ldots}}}$$

und Glieder der Reihe $(^1/_4)$, $^1/_5$, $^2/_9$, $^3/_{14}$ sind, kommen vor: nach $^1/_5$ bei Arten von Costus; $^2/_9$ ist die gewöhnliche Divergenz der Entstehungsorte auf einander folgender Blätter des Lycopodium Selago[2]; spätere Glieder finden sich als Ausnahmen bei den Blättern von Lycopodien, den Blüthenständen von Betulineen, Salicineen, Aroïdeen u. s. w. Derartige Achsen zeigen bisweilen noch kleinere Divergenzen: z. B. $^1/_8$ Costus speciosus in den Laubblättern, Monstera deliciosa in der Inflorescenz, viele andere ähnliche Verhältnisse Inflorescenzen von Acorus Calamus[3] und besonders die vieler Papilionaceen, wie Trifolium, Lupinus, Galega u. v. A. Je kleiner die Divergenzwinkel (bei kurzen Internodien) werden, um so deutlicher geben sich solche Stellungsverhältnisse als Annäherungen an Wirtelstellungen zu erkennen. Würde zwischen je zweien einander folgenden Umgängen des Grundwendels eines solchen Stellungsverhältnisses, das den Zähler 2 hat, ein Stängelglied beträchtlich sich strecken, während die übrigen Internodien kurz bleiben, so würden die einander superponirten Umgänge auf den ersten Blick als alternirende Wirtel erscheinen. Häufig finden sich denn auch an derselben Pflanze neben Sprossen mit solchen schraubenlinig geordneten Stellungen seitlicher Gebilde kleiner Divergenz solche mit geradlinigen Wirtelstellungen; so hat z. B. Lupinus elegans H. B. K. in ungefähr gleicher Zahl Inflorescenzen mit alternirenden 6gliedrigen Blüthenwirteln und solche, deren Blüthen nach den Divergenzen $^2/_{11}$ oder $^2/_{13}$ stehen.

1) Zahlreiche Beispiele führt ausser den im Text erwähnten A. Braun an: N. A. A. C. L. 15, 1, p. 329 ff.

2) Cramer, in Nägeli u. Cr. Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 11. — 3) A. Braun, ebend. p. 331.

Ein System von Punkten, welche mit einer Divergenz, die einem der späteren Glieder irgendwelcher dieser Reihen entspricht, über eine (plane oder gekrümmte) Fläche vertheilt sind, ist der räumliche Ausdruck derselben Grössenverhältnisse, welche in einem endlichen Kettenbruch entsprechenden Werthes ausgesprochen sind. Der gemeine Bruch $^{13}/_{47}$ z. B. lautet, in einen Kettenbruch verwandelt,

$$\cfrac{1}{3+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{2}}}}}}.$$

und seine Partialwerthe sind $^1/_3$, $^1/_4$, $^2/_7$, $^3/_{11}$, $^5/_{18}$, $^8/_{29}$ und $^{13}/_{47}$. Diese Näherungswerthe sind in dem Stellungsverhältnisse durch die Zähligkeit der Schrägzeilen ausgedrückt, deren sich z. B. bei Linkswendung der einzähligen (des Grundwendels) vorfinden;

3 rechtswendige, 4 linkswendige,
7 ,, 11 ,,
18 ,, 29 ,,
und 47 verticale Zeilen.

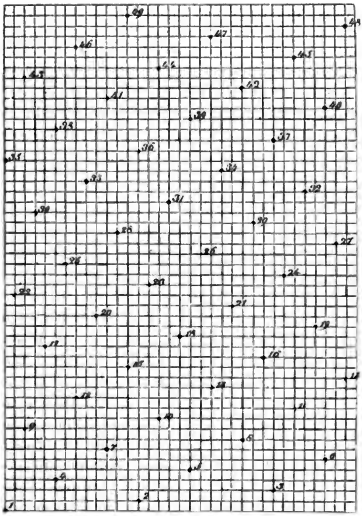


Fig. 71.

Das Stellungsverhältniss, dessen Divergenz durch den gemeinen Bruch $^{13}/_{34}$ ausgedrückt wird (Fig 71), giebt den Kettenbruch

$$\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{2}}}}}}$$

und die Näherungswerthe desselben sind $^1/_2$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$ $^5/_{13}$, $^8/_{21}$ und $^{13}/_{34}$. Bei Linkswendung des Grundwendels (wie in der Figur) sind hier Schrägzeilen vorhanden,

2 rechtswendige, 3 linkswendige,
5 ,, 8 ,,
13 ,, 21 ,,

Ein solches System hat die Eigenschaft, dass die Schrägzeilen von auf einander folgender Steilheit wechselnd nach zwei entgegengesetzten Richtungen geneigt sind, und dass die Summe der Coordinationszahlen der Schrägzeilen zweier consecutiver Grade von Steilheit die Coordinationszahl der nächst steileren Schrägzeilen ergiebt. Demgemäss ist nicht allein die Summe der Coordinationszahlen der beiden steilsten Schrägzeilen gleich der Zahl der Orthostichen, und somit gleich dem Nenner des Bruches der Divergenz, sondern die Zahl der steilsten Schrägzeilen giebt auch den Zähler der grossen Divergenz; die der nächststeilen den Zähler der kleinen Divergenz. Der Grundwendel der Blattstellung ist dabei der Richtung

der steilsten Schrägzeilen gleichsinnig, und derjenigen der nächst steilen Schrägzeilen, deren Coordinationszahl den Zähler der kleinen Divergenz giebt, entgegengesetzt gewunden in denjenigen Stellungsverhältnissen der Hauptreihe, deren Divergenz mehr $^1/_2$ des Stängelumfangs sich nähert ($^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$ u. s. w.); bei denjenigen Divergenzen, welche $^1/_3$ des Stängelumfangs näher kommen ($^3/_8$, $^8/_{21}$ u. s. w.) ist das Verhältniss umgekehrt.

Dem analog sind in Stellungsverhältnissen der Nebenreihen die steilsten Schrägzeilen dem Grundwendel gleichsinnig gewunden bei den Partialwerthen, welche dem ersten Gliede der Reihe näher liegen (z. B. bei $^2/_7$, $^5/_{18}$); und bei den Partialwerthen, die dem zweiten Gliede der Reihe sich annähern, ist der Lauf des Grundwendels dem der steilsten Schrägzeilen widersinnig (z. B. bei $^3/_{11}$, $^8/_{29}$).

Durch diese Verhältnisse ist ein Mittel gewährt, Stellungsverhältnisse, welche einer dieser Reihen angehören, sehr leicht und rasch sicher zu bestimmen. Wenn zwei Systeme von Schrägzeilen abgezählt, und wenn auf einem schmalen Längsstreifen des Systems die Glieder der Stellung insoweit beziffert sind, dass ein beziffertes Glied annähernd genau vertical über einem anderen bezifferten steht, so ist — wenn die Differenz der Ziffern dieser Glieder einen der Nenner der Brüche der Hauptreihe oder einen der Nebenreihen beträgt, und wenn die abgezählten entgegengesetzt geneigten Schrägzeilen Coordinationszahlen haben, welche in der betreffenden Reihe vorkommen, — ganz unzweifelhaft gegeben, dass der Divergenzwinkel der Stellung derjenige Bruch aus einer der Reihen ist, welcher die Zahl der Orthostichen zum Nenner hat.

An den Zapfen von Pinus Laricio z. B. treten für gewöhnlich 5 und 8 entgegengesetzte Schrägreihen der Schuppen am auffälligsten hervor. Man braucht nun, von einer beliebigen, als erste angenommenen Schuppe, im Zickzack aufsteigend, nur die 1te, 6te, 14te, 22te, 27te und 35te Schuppe zu beziffern, um sich zu überzeugen, dass die 14te z. B. etwas rechts, die 22te etwas weniger links von der Medianebene der ersten steht, und dass erst die Medianebene der 35ten mit der der ersten zusammenfällt. Stellung = $^{13}/_{34}$, im angenommenen Falle, bei Rechtsumläufigkeit der achtzähligen Schrägzeilen, mit Links gewundenem Grundwendel. — An manchen Zapfen von Pinus Abies L. treten Schrägzeilen der Schuppen hervor, deren Coordinationszahlen 7 und 11 sind: Zahlen, welche als Nenner in den Brüchen der ersten Nebenreihe vorkommen. Die Bezifferung der Schuppen ergiebt die Zahl der Orthostichen zu 47; Divergenz = $^{13}/_{47}$.

Das Vorhandensein einiger wechselnd geneigter Schrägzeilensysteme mit Coordinationszahlen, welche als Zähler oder Nenner in einer der Reihen vorkommen, beweist für sich allein noch nicht für das r e i n e Vorhandensein eines jenen Reihen angehörigen Stellungsverhältnisses. Es kommen nicht selten (weit häufiger als gemeinhin angenommen wird) Stellungsverhältnisse vor, welche keiner der Reihen sich einpassen; Divergenzen z. B. $<^1/_2>^2/_5$, $<^2/_5>^5/_{13}$, $<^8/_{21}>^3/_8$ u. s. f. (Fig. 72); oder Divergenzen $<^2/_7>^3/_{11}$, $<^5/_{18}>^8/_{29}$. Bei der Mannichfaltigkeit der Bruchtheile des Achsenumfanges, welche die Glieder der Haupt- und Nebenreihen darbieten, hält es nicht schwer, solche Stellungen als s c h r ä g e n, tangentalschiefen Verlauf der Orthostichen einer der bisher betrachteten Stellungsverhältnisse auszudeuten.

Jedes derartige Stellungsverhältniss kann auf mindestens zwei, einander nahe Glieder derselben Reihe bezogen werden; ist die Abweichung der Längszeilen von der Verticalen gering, auch auf mehrere. Eine $^3/_7$ Stellung z. B. lässt sich deuten als eine $^2/_5$ Stellung mit Ablenkung der Orthostichen vom Parallelismus mit der Achse innerhalb eines Abschnitts um $^1/_5$ des Stängelumfangs in dem Grundwendel gleichsinniger Richtung, also als Vergrösserung der Divergenz $^2/_5$ um $^1/_{35}$ der Stängelperipherie; oder als $^1/_2$ Stellung mit entsprechender Ablenkung der Längszeilen in dem Grundwendel widersinniger Richtung, somit als Verkleinerung

der Divergenz $1/2$ um $1/14$ des Stängelumfangs. Und so fort; folgende Tabelle mag einige Beispiele geben (es sind in dieser Tabelle absichtlich auch einige zur Zeit noch nicht im Pflanzenreiche aufgefundene Stellungsverhältnisse aufgenommen):

Die Stellung nach der Divergenz kann betrachtet werden

	entweder als geordnet nach			oder als geordnet nach	
$3/7$ [1]	Divergenz	$2/5$,	vergrössert um $1/35$	$1/2$,	verkleinert um $1/14$
$4/11$ [2]	,,	$3/8$,	verkleinert um $1/88$	$1/3$,	vergrössert um $1/33$
$7/18$ [3]	,,	$5/13$,	vergrössert um $1/234$	$2/5$,	verkleinert um $1/90$
$7/20$	,,	$2/5$,	verkleinert um $1/20$	$1/3$,	vergrössert um $1/60$
$11/31$	,,	$2/5$,	verkleinert um $7/155$	$1/3$,	vergrössert um $2/93$
$14/31$	,,	$1/3$,	vergrössert um $2/93$	$1/2$,	verkleinert um $3/62$
$18/47$	,,	$13/34$,	verkleinert um $1/1598$	$5/13$,	vergrössert um $1/611$
oder auch	,,	$8/21$,	vergrössert um $2/987$	$2/5$,	verkleinert um $4/235$
oder auch	,,	$3/8$,	vergrössert um $3/376$		



Fig. 72.
Schema des Stellungsverhältnisses $3/7$.



Fig. 73.
Schema des Stellungsverhältnisses $4/11$.

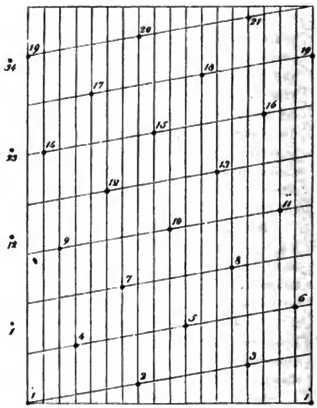


Fig. 74.
Schema des Stellungsverhältnisses $7/18$.

1) Schema derselben Fig. 72.
2) Schema derselben Fig. 73.
3) Schema derselben Fig. 74.

In der Mehrzahl dieser Alternativen bedarf das *niedrigere* Glied der Reihe einer beträchtlichern Aenderung, um die geforderte Divergenz zu ergeben, als das höhere. Gleichwohl treten, in der thatsächlichen Ausbildung solcher Stellungen, weit entschiedener die Schrägzeilen hervor, welche dem Nenner des *niedrigeren* Glieds der Reihe gleichzählig sind. Wenigzählige Zeilen sind es, welche in allen diesen Stellungsverhältnissen, selbst bei äusserst geringer verticaler und beträchtlicher lateraler Distanz der Blätter oder Zweige am charakteristischsten hervortreten. — Die Ablenkung der Zeilen irgendwelcher Ordnung erhöht entweder, oder sie vermindert die Steilheit des Grundwendels. Damit hängt zusammen, dass bestimmte wenigzählige Schrägzeilen aufgerichtet, relativ weit von einander entfernt erscheinen. Dies ungewöhnliche Hervortreten von Schrägzeilen niederer Ordnung giebt den in Rede stehenden Verhältnissen ihr eigenthümliches Gepräge. Die auffälligsten Schrägzeilen sind z. B.

für	die	$^{3}/_{7}$	Stellung	die	2zähligen		(Fig. 72)
,,	,,	$^{4}/_{11}$	,,	,,	3	,,	
,,	,,	$^{7}/_{18}$	,,	,,	3	,,	
,,	,,	$^{7}/_{20}$	,,	,,	3	,,	
,,	,,	$^{11}/_{31}$	,,	,,	3	,,	(Fig. 68, S. 444)
,,	,,	$^{14}/_{31}$	,,	,,	2	,,	
,,	,,	$^{18}/_{47}$	,,	,,	5	,,	u. 13zähligen.

Ein Blick auf ein derartiges Stellungsverhältniss macht zunächst den Eindruck: für die

Div. $^{3}/_{7}$ einer Stellung nach der Div. $^{1}/_{2}$ mit Neigung der Längszeilen d. Grundwendel entgegen,
,, $^{4}/_{11}$,, ,, ,, ,, ,, $^{1}/_{3}$,, ,, ,, ,, ,, ,, gleichsinnig,
,, $^{7}/_{18}$,, ,, ,, ,, ,, $^{1}/_{3}$,, ,, ,, ,, ,, ,, ,,
,, $^{18}/_{47}$,, ,, ,, ,, ,, $^{2}/_{5}$ od. $^{5}/_{13}$,, ,, ,, ,, entgegen

u. s. f. Solche Stellungen werden am Zweckmässigsten als *schrägzeilige* Stellungsverhältnisse der Hauptreihen bezeichnet. Gleich hier sei vorgreifend bemerkt, dass die Entwickelungsgeschichte dieser Stellungen ihre Bezeichnung als schiefzeilige *niedere* Stellungsverhältnisse der Hauptreihe vollständig rechtfertigt (vergl. (§ 11)[1]).

Schrägzeilige Stellungsverhältnisse der Hauptreihe oder einer der Nebenreihen, — solche Stellungsverhältnisse also, welche einige Schrägzeilensysteme niederer Coordinationszahl in gleicher Zähigkeit mit Stellungsverhältnissen der Hauptreihe oder der ersten oder zweiten Nebenreihe besitzen, — und bei denen die Schrägheit der Längszeilen nicht ganz unerheblich ist, haben die Eigenschaft, dass bei ihnen zwei oder mehrere Systeme verschiedenzähliger Schrägzeilen *gleicher Neigung* auf einander folgen. So hat z. B. eine Stellung nach Div. $^{7}/_{18}$ mit links umläufigem Grundwendel 2 und 5 rechts-, und 3, 8 und 13 linkswendige Schrägzeilen (vergl. Fig. 73). Eine Stellung nach Div. $^{18}/_{47}$ mit rechtsumläufigem Grundwendel hat 2, 5 und 13 linksumläufige, und 3, 8, 21 und 34 rechtsumläufige Schrägzeilen.

Schrägheit der Längszeilen von Stellungsverhältnissen der Hauptreihen und der Nebenreihen. Nur selten sind die bisher betrachteten Divergenzwinkel, welche einfache Bruchtheile des Achsenumfangs sind, wie

---

1) Die Stellungen $^{3}/_{7}$, $^{4}/_{11}$, $^{7}/_{18}$, $^{18}/_{47}$ kommen einigen Gebilden ziemlich regelmässig und ziemlich genau zu. Diese Divergenzen stellen in ihren Zählern die Summe von Zähler und Nenner niedriger Glieder der ersten Hauptreihe, in ihren Nennern die Summen von Zähler und Nenner höherer Glieder der Hauptreihe dar; — z. B. $\frac{2 + 5 = 7}{5 + 13 = 18}$ oder $\frac{1 + 3 = 4}{3 + 8 = 11}$. — Darauf fussend construirte A. Braun (a. a. O. p. 300) aus der ersten Hauptreihe eine Nebenreihe $^{2}/_{7}$, $^{4}/_{11}$, $^{7}/_{18}$, $^{11}/_{29}$, $^{18}/_{47}$, $^{29}/_{76}$ u. s. w. Diese Reihe umfasst aber nicht entfernt die in der Natur vorkommenden schrägzeiligen, denen der ersten Hauptreihe genäherten Stellungen. Mehrere ihrer Glieder (so $^{11}/_{29}$) sind nur als vereinzelte Abnormitäten in der Natur gefunden. Nach alledem erscheint es nicht nöthig, näher auf die Erörterung jenes offenbar zufälligen Zusammentreffens der Zahlen einzutreten, selbst abgesehen von den Folgerungen, die aus den in § 11 dargelegten Thatsachen sich ergeben.

$^2/_5$, $^2/_7$, $^3/_8$, $^5/_{13}$ u. s. f., so genau eingehalten, dass die Längszeilen wahre Orthostichen, dass sie mathematisch exact parallel der Längsachse des Stängels sind, welcher eine Vielzahl seitlicher Gebilde trägt. Die Abweichung der Längszeilen vom verticalen Verlaufe ist häufig sehr gering. Wenn ein Stellungsverhältniss nur in einem, oder in wenigen Abschnitten ausgebildet ist, dann fällt die Ablenkung nur wenig in die Augen. Sie tritt noch weiter zurück, wenn die Stängelglieder zwischen je zwei seitlichen Sprossungen beträchtlich in die Länge gestreckt sind. Aber sie wird sehr anschaulich, wenn man die horizontale Projection eines Stängels und seiner seitlichen Sprossungen (Blätter oder Zweige) darstellt; — eine Darstellung, die am zweckmässigsten durch die Führung zweier paralleler, zur Achse des Stängels senkrechter Schnitte geschieht, deren einer dicht über dem Scheitelpunkt des Achsenendes, der andere nahe darunter gemacht wird. Das so erhaltene Präparat, Spitze des Vegetationspunkts des Achsenendes und eine möglichst grosse Zahl vom Messer quer durchschnittener Blätter oder Seitenzweige, wird ohne Verschiebung vom Messer auf eine Glasplatte behufs mikroskopischer Betrachtung übertragen. Dies Verfahren hat keine praktischen Schwierigkeiten; bei dem ziemlich festen Zusammenhaften der einzelnen Theile des Querdurchschnitts einer Knospe ist es leicht, denselben von der Messerklinge auf den Objectträger herabzuschwemmen, ohne dass die Anordnung der Blätter gestört wird. Solche Objecte zeigen ganz in der Regel einen von der radialen Richtung abweichenden, steil schraubenlinigen Verlauf der Längszeilen der Blätter oder Zweige [1]. Die Ablenkung vom radialen Verlauf ist, so weit die Beobachtung reicht, ganz allgemein der Art, dass die Divergenz zweier einander folgender Blätter den späteren Partialwerthen des betreffenden Kettenbruchs angenähert wird. Die Divergenzen $^1/_2$, $^2/_5$, $^5/_{13}$, $^{13}/_{34}$, $^2/_7$ werden durch Neigung der Längszeilen entgegen der Richtung des Grundwendels verkleinert; die Divergenzen $^1/_3$, $^3/_8$, $^8/_{21}$ und die der zweiten Reihe angehörigen $^1/_4$, $^3/_{11}$ u. s. w. werden durch dem Grundwendel gleichsinnige Neigung der Längszeilen vergrössert. Die Divergenzwinkel nähern sich mittleren Werthen.

In der überaus oft vorkommenden Verkleinerung der $^1/_2$ betragenden und näher an $^1/_2$ stehenden Divergenzen, in der Vergrösserung der Divergenzen von $^1/_3$ und der an $^1/_3$ sich annähernden liegt die relative (sehr bedingte) Berechtigung des Versuches der Brüder Bravais: darzulegen, dass es für die meisten im Pflanzenreiche vorkommenden Stellungsverhältnisse nur einen Divergenzwinkel gebe, einen Winkel, der bemessen sei nach dem Segmente eines

---

1) Es beruht offenbar auf dieser Wahrnehmung die Unterscheidung, welche Nägeli zwischen 3 verschiedenen Arten (oder Stadien) der Blattstellung trifft (Beitr. z. wiss. Bot. 1, p. 40). »Die erste kommt an dem entwickelten Stängel vor, die zweite in der Knospe, sobald die Blätter sichtbar werden; die dritte berücksichtigt die Punkte, welche diese bei der allerersten, der Beobachtung unzugänglichen Anlegung eingehalten haben mögen.« Indem ich auf die Erörterung eines der Beobachtung unzugänglichen Vorgangs verzichte, will ich nur bemerken, dass eine Verschiebung seitlicher Sprossungen aus dem gegenseitigen Lagenverhältnisse, welches sie innerhalb der Knospe einhielten, während der Streckung der Knospenachse in der Regel nicht stattfindet. Während aber im Querschnitt einer Knospe eine Divergenz von z. B. $^{11}/_{60}$ durch Krümmung der fünfzähligen Zeilen gar sehr auffällt, erscheint bei gleichbleibenden Divergenzwinkeln die Differenz dieses Stellungsverhältnisses von einem nach $^2/_5$ geordneten nach Entfaltung der Internodien verschwindend klein, dafern nicht eine ganze Reihe von Cyclen der Stellung betrachtet wird. Man vergleiche Knospen und ausgewachsene Sprossen von Jasminum fruticans oder Sarothamnus scoparius.

Kreises $<1/2$, welches zum Reste des Kreises in demselben Verhältnisse steht, wie dieser Rest zum ganzen Kreise. Dieses Verhältniss ist ein irrationelles; es wird annähernd ausgedrückt durch die Proportion zur Einheit der späteren Glieder des Kettenbruchs $\cfrac{1}{2+\cfrac{1}{1+\cfrac{1}{1\ldots,}}}$ also in Bogengraden z. B. durch 137° 30′ 28″. . . . . Je nach geringerer oder grösserer Gedrängtheit seitlicher Sprossungen eines Stängels trete dann, so führen die Brüder Bravais weiter aus, entweder der Grundwendel oder die Längszeilen deutlicher hervor[1]. In analoger Weise wird ein anderer, constanter Divergenzwinkel (von 99° 30′ 6″. . .) für sämmtliche Glieder der Reihe $1/4$, $2/7$, $3/11$ . . . aufgestellt; ein weiterer für die Reihe $1/5$, $2/9$, $3/14$ . . . u. s. f.[2]). — Es ist nicht abzusehen, was mit dieser Betrachtungsweise erreicht werden kann. Die Thatsache ist zweifellos, dass die gemeinhin mit $8/21$, $13/34$, $55/144$, und die mit $1/4$, $2/7$, $3/11$ u. s. f. bezeichneten Divergenzen in allen Fällen den ausgesprochenen Bruchtheilen des Stängelumfangs sehr nahe kommen, dass sie erheblich und wesentlich von einander verschieden sind; dass eine bequemere Bezeichnung des thatsächlichen Verhältnisses nicht gefunden werden kann. Ueber die Ursache der so auffallenden gemeinsamen Züge der Stellungsverhältnisse aber giebt die Bravais'sche Darlegung keinen Aufschluss, und es kann eine mathematische Erörterung der fertigen Zustände überhaupt keinen Aufschluss darüber geben.

Der Häufigkeit des Vorkommens der Schiefheit der Längszeilen wegen wird es nicht überflüssig sein, einige Fälle zu nennen, in denen die Orthostichen mathematisch genau der Achse des Stängels parallel, und in der Projection auf eine zu dieser Achse senkrechte Ebene radial verlaufen. Dahin gehören die meisten Cacteen mit flügel- oder rippenförmigen Längsleisten des Stängels: körperlich ausgebildeten wahren Orthostichen, deren Zahl, bei Phyllocactus 2, bei Rhipsalis crispa 3, bei Cereus peruvianus 5—8 beträgt, und bei Melocacten und Echinocacten auf 13, 15, 18, 21, 24 steigt. Schiefheit dieser den Lauf der Längsreihen rudimentärer Seitenachsen bezeichnenden Rippen ist eine seltene Ausnahme. Aehnlich verhält sich Euphorbia canariensis; über den genau verticalen Verlauf der 5 oder 4 Längsreihen von Stachelwarzen ihrer blattlosen Stängel kann kein Zweifel bestehen. Aber auch bei den vielschuppigen Coniferenzapfen verlaufen die in Vielzahl vorhandenen Orthostichen der Achse genau parallel; in den meisten vielblüthigen Köpfchen von Compositen genau radial. Der Querdurchschnitt der Blattknospen von Polytrichum formosum zeigt evident, dass bei der Mehrzahl der Individuen die 8 Orthostichen der $3/8$ Stellung der Blätter streng radial stehen. Eine durch viele Abschnitte ausgebildete Stellung der Blätter nach $1/2$ mit genau der Achse paralleler Stellung der 2 Orthostichen zeigen Ravenala, Strelitzia augusta (diese mit gelegentlichen Ausnahmen) und besonders deutlich Moraea, Witsenia und viele andere Irideen; auch die Arten von Iris selbst.

Eine geringe tangentalschiefe Neigung der Längszeilen führt bei Stellungsverhältnissen, welche spätere Glieder der Haupt- oder einer der Nebenreihen darstellen, zur Ausbildung genau verticaler, abgeleiteter Längszeilen. So erscheint sehr regelmässig an den Zapfen von Pinus Cedrus eine der Divergenz $5/13$ entsprechende Anordnung der Schuppen durch eine Neigung der Längszeilen dem Grundwendel der Stellung entgegen, welche auf einen Abschnitt (13 Umgänge des Grundwendels) $1/611$ des Stängelumfangs beträgt, in die Stellung nach der Divergenz $18/47$ umgeändert[3]). In den meisten Fällen aber ist die Neigung der Längszeilen der Art, dass selbst innerhalb vieler Abschnitte des gegebenen Stellungsverhältnisses abgeleitete wahre Orthostichen sich nicht herausstellen.

Solche schiefzeilige Stellungsverhältnisse sind z. B.:

für die Divergenz $1/2$ die Blätter von Musa paradisiaca, sapientum, Cavendishii. Die zwei Längszeilen von Blättern sind dem Grundwendel entgegen geneigt, und zwar ist jedes

1) L. u. A. Bravais, in Ann. sc. nat. 2e sér. Bot., t. 7, p. 74. — 2) Ebend. p. 87.

3) Schimper a. a. O. p. 101; Abbild. bei A. Braun a. a. O. Taf. 46 u. 25.

3te Blatt gegen das erste um etwas weniger als $^1/_7$ des Stängelumfangs verschoben, so dass annähernd (nicht ganz) $^3/_7$ Stellung erreicht wird[1];

für die Divergenz $^1/_3$, Neigung der Längszeilen dem Grundwendel gleichsinnig: die Blätter aller darauf untersuchten Arten von Carex und Pandanus. Die Verschiebung des 4ten Blattes gegen das erste ist bei Carex multiflora Mhlbg. $> ^1/_{30}$, bei Pandanus graminifolius $> ^1/_{25}$, bei Pandanus odoratissimus ziemlich genau $^1/_{20}$ des Stängelumfangs, so dass die Divergenz $^7/_{20}$ herauskommt[2]. Sie beträgt $^2/_{31}$ des Stängelumfangs an der S. 444 erörterten Inflorescenz von Monstera; steigt bis auf $^1/_{11}$ desselben zur Divergenz annähernd $^4/_{11}$, bei den Bracteen der Inflorescenz von Musa, bei Dicranum scoparium, Catharinea undulata[3], welche beiden Moose daneben (Catharinea häufiger, Dicranum seltener) eine Divergenz der Blätter von $^3/_8$

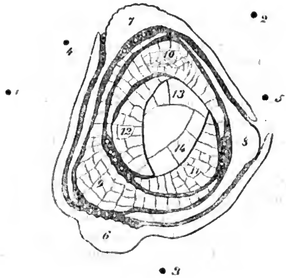


Fig. 75.

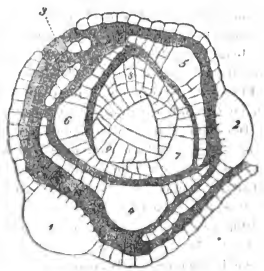


Fig. 76.

oder $> ^3/_8$ (schiefzeilig nach $^3/_8$) zeigen (Fig. 76). Eine Divergenz $< ^4/_{11}$ zeigt bisweilen Polytrichum formosum (Fig. 77).

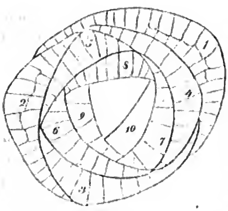


Fig. 77.

Fig. 75. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd $^4/_{11}$ stehen. Die Blätter sind ihrer Entstehungsfolge nach durch Ziffern bezeichnet; von den 5 ältesten ist nur die Lage der Mittelrippen durch schwarze Kreise angegeben. Die Segmentzellen sind am Hinterrande verbreitert. Vergr. 300.

Fig. 76. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd $^3/_8$ stehen. Die Blätter 1—9 sind durch Ziffern bezeichnet: die 3 jüngsten, der Terminalzelle angränzenden zifferlos. Das dritte Blatt von aussen her ist rudimentär geblieben. Die Segmentzellen sind am vorderen Rande verbreitert. Vergr. 200.

Fig. 77. Mittelgegend des Querdurchschnitts der Endknospe eines vegetativen Sprosses des Polytrichum formosum, dessen Blätter nach einer Divergenz $< ^4/_{11}$ stehen. Die Segment zellen sind an den hinteren Enden verbreitert. Vergr. 500.

1) A. Braun (a. a. O. p. 301) nimmt $^3/_7$ Stellung an; ich finde das 8te Blatt nicht genau in der Lothlinie des ersten. Dass wirklich schiefzweizeilige Stellung hier vorhanden ist, lehrt die Entwickelung, wovon im nächsten §. — Uebrigens gehören die Arten von Musa zu den Pflanzen mit nicht völlig constanter Divergenz.

2) Schimper a. a. O. p. 204. — 3) A. Braun, in Pringsh. Jahrb. 1, Taf. 22.

für die Divergenz $^2/_7$: Blätter der Melaleuca ericaefolia Sieb.; Neigung der 7zähligen Zeilen dem Grundwendel entgegen, Verschiebung des 8ten Blattes gegen das erste $> ^1/_{42}$ des Stängelumfangs (Fig. 78).

für die Divergenz $^2/_5$: Blätter der Polygala myrtifolia L.; Verschiebung des 6ten Blattes gegen das erste dem Grundwendel entgegen $> ^1/_{50}$ des Stängelumfangs (Fig. 79); — Kelch-, Kronen- und Staubblätter der Delph. Ajacis und Consolida; Verschiebung des 6ten Blatts gegen das 1te in gleicher Richtung $> ^1/_{35}$. Laubblätter der Euphorbia rigida, gleiche Verschiebung sehr regelmässig und sehr nahe an $^1/_{18}$ (Div. $^7/_{18}$); Euphorbia neriifolia.

für die Divergenz $^3/_8$. Blätter von Catharinea undulata (in der Regel), von Polytrichum formosum (bisweilen), von Prunus Avium (die Zunahme der Divergenz

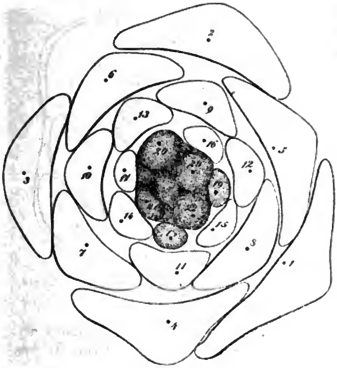


Fig. 78.



Fig. 79.

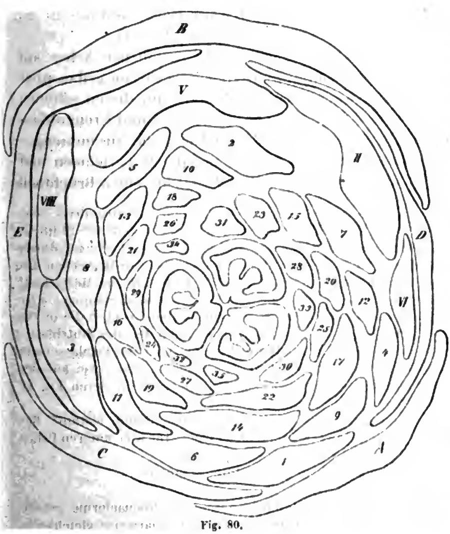


Fig. 80.

Fig. 78. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Melaleuca ericaefolia Sieb.

Fig. 79. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Polygala myrtifolia L.

Fig. 80. Querdurchschnitt einer Blüthenknospe des Delphinium elatum, kurze Zeit nach der Verflüssigung der Pollenmutterzellen durch die Filamente der

ist sehr gering). Petala und Stamina des Delphinium elatum L. Verschiebung des 9ten Blattes gegen das 1te dem Grundwendel folgend $^1/_{18}$ des Stängelumfangs (Fig. 80, 81).

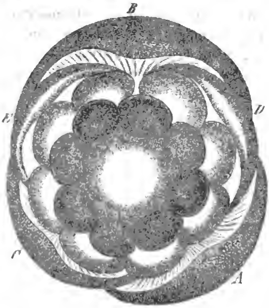


Fig. 81.

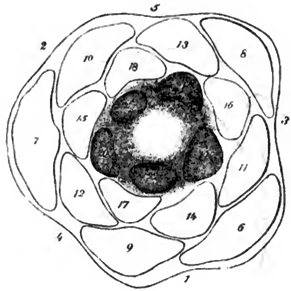


Fig. 82.

für die Stellung nach $^8/_{21}$: Blattrosetten des Sempervivum tectorum; Neigung der Zeilen $> ^1/_{150}$, so dass die Stellung $^{20}/_{55}$ annähernd erreicht wird; — (Fig. 82) und viele diesem analoge Fälle.

für die Divergenz $^5/_{13}$: die S. 455 bereits erwähnten Zapfen der Pinus Cedrus. Die Laubzweige verhalten sich ähnlich (Fig. 83). In den Knospen der Pinus canadensis ist die Neigung der 13zähligen Zeilen geringer, immerhin aber sehr merklich (Fig. 84).

Wirtel von gleicher Zahl der Glieder, welche an der nämlichen Achse auf einander folgen, stehen nur selten mit ihren Blättern oder Zweigen genau über oder unter denen des nächst benachbarten Wirtels. Beispiele für diesen seltenen Fall der Opposition gleichgliedriger Wirtel bieten die Staub- und Kronenblätter der Primeln, die Staub- und Perigonialblätter von Glaux, die zusammengesetzten Staubblätter und die Kronenblätter der pentastaminalen Hypericineen und von Tilia [1]. Gemeinhin sind gleichzählige consecutive Wirtel um einen Bruchtheil

Staubblätter geführt und 15fach vergr. Die Abbildung ist kein schematischer Grundriss, sondern eine genaue Copie der Natur. Die Blattgebilde dieser (und sehr vieler anderer) Blüthenknospen halten vermöge ihrer gedrängten Stellung so fest aneinander, dass es leicht ist, dünne Durchschnitte der Blumenknospe ohne Störung der Anordnung der Theile vom Messer auf den Objectträger zu übertragen. — *A—E* sind die Kelchblätter; *VIII, V, II, VII* (im Holzschnitt steht statt *VII, VI*) sind 4 der 8 Petala (die anderen 4 abortiren). 1—35 sind Stamina; *a b c* Karpelle. — Die römischen und arabischen Ziffern, die grossen Buchstaben drücken die muthmassliche Entstehungsfolge aus. Oben ist der Ort der Hauptachse, unten der des Stützblatts; die Vorblätter der Blüthe stehen rechts und links. — Die Entstehungsfolge der Petala scheint eine andere, als die von A. Braun in Pringsh. Jahrb. 1, p. 330 angenommene, wie aus der Deckung der Petala, und aus der Betrachtung jüngerer Zustände hervorgeht, deren Fig. 80 einen zeigt.

Fig. 81. Scheitelansicht einer sehr jungen Blumenknospe des Delphinium elatum. Bedeutung der Buchstaben und Ziffern wie in der vorhergehenden Figur. Die vier unteren Petala abortiren späterhin. Vergr. 40.

Fig. 82. Blattknospe des Sempervivum tectorum, quer durchschnitten.

1) Das von A. Braun angeführte Beispiel des Mesembryanthemum linguaeforme gehört, genau genommen, nicht hierher. Die zweizähligen Blätter treten nicht paarweise gleichhoch,

der (seitlichen) Distanz zwischen zwei Wirtelgliedern gegen einander verschoben. Diese V e r s c h i e b u n g [1]) beträgt bei zwei- und dreigliedrigen Wirteln sehr

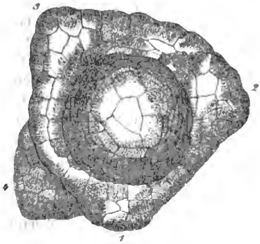


Fig. 83.

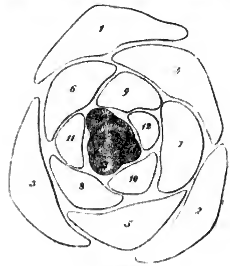


Fig 84.

häufig, bei mehrgliedrigen ziemlich ausnahmslos die Hälfte des zwischen zwei Glieder eines Wirtels eingeschlossenen Bruchtheils des Achsenumfanges; die Wirtel stehen in A l t e r n a t i o n, sie a l t e r n i r e n. So bei der sogenannten g e k r e u z t e n oder d e c u s s i r t e n Stellung der Zweige und Blätter: der Einfügung der Glieder eines zwei- oder dreigliedrigen Wirtels in der Mitte der Interstitien zwischen den Gliedern des nächst höheren oder nächst niederen Wirtels, wie sie für die Laubblätter der Labiaten, Apocyneen, Asclepiadeen, Gentianeen, Dipsaceen, Rubiaceen u. A., für die der meisten Cupressineen (Cupressus, Thuja, Juniperus z. B.), für die vieler Crassulaceen und Synanthereen Regel ist. So ferner bei der Aufeinanderfolge der Blüthenblätterwirtel der ungeheuren Mehrzahl der Phanerogamen. Die Verschiebung zwei- oder dreigliedriger consecutiver Wirtel gegeneinander beträgt in manchen Fällen einen Bruchtheil der seitlichen Distanz zweier Wirtelglieder, welche durch $^1/_3$, $^2/_5$, $^3/_8$, $^5/_{13}$, $^8/_{21}$ und noch weitere Glieder der Hauptreihe der Stellungsverhältnisse ausdrückbar ist; in seltenen Fällen auch durch $^1/_4$ oder $^2/_7$.

Beispiele der Verschiebung zweigliedriger Wirtel gegeneinander um $^1/_3$: Blätter von Mercurialis perennis, Achsen 2ter Ordnung der Inflorescenz von Acer platanoïdes [2]). Um $^2/_5$: gewohnliche Stellung der Blüthen in der Inflorescenz von Gymnadenia conopea, Plantago major, der weiblichen von Betula alba [3]), der Stachelbüschel von Echinocactus heptacanthus, Cereus candicans (an einem Exemplar des Heidelberger botanischen Gartens kommen auch Sprossen mit dreigliedrigen, um $^1/_3$ gegen einander verschobenen Wirteln vor); um $^3/_8$: Stachel-

Fig. 83. Scheitel einer Blattknospe der Pinus Cedrus (Libani) mit den 4 jüngsten Blättern, stark vergrössert.

Fig. 84. Querdurchschnitt einer Laubknospe der Pinus canadensis L.

---

sondern in merklich verschiedener Höhe über den Umfang des Achsenendes hervor. Dass die Basen je zweier Blätter verwachsen, ist nur dadurch möglich, dass zwischen diesen Blättern die Streckung der Internodien (überhaupt gering) fast ganz unterbleibt. Mit den verwachsenblättrigen Jungermannieen dürfte es sich ähnlich verhalten.

1) P r o s e n t h e s e bei Schimper. Die Beibehaltung dieses, auf einer unrichtigen Voraussetzung beruhenden Ausdrucks ist unstatthaft; vergl. den Schluss des § 10.

2) A. Braun, N. A. A. C. L. 15, p. 378. — 3) Ebend.

büschel von Echinocactus corynodes, die Blätter (von Form weicher Stacheln) mancher Opuntien, Bracteen und Blüthen der männlichen Inflorescenzen von Juglans regia[1]; — um $^5/_{13}$ die Blätter des Involucrum von Centaurea scabiosa, die Blüthen der Scabiosa Columbaria; — um $^8/_{21}$ die Blüthen grösserer Scabiosen, schmächtiger Blüthenköpfe von Dipsacus; um $^{13}/_{34}$ gewöhnlich die Blüthen von Dipsacus silvestris; bei besonders starken Inflorescenzen beträgt die Verschiebung $^{21}/_{55}$ und $^{55}/_{89}$ [2]. Eine Verschiebung zweigliedriger Wirtel um $^2/_7$ des halben Achsenumfangs zeigt ein Exemplar des Echinocactus Decaisnei des Heidelberger Gartens.

Beispiele der Verschiebung dreigliedriger Wirtel. Um $^1/_3$ der schon erwähnte Cereus candicans, die Staubblätter von Rheum; um $^2/_5$ die Fruchtblätter von Anemone nemorosa[3], um $^5/_{13}$ Staub- und Fruchtblätter von Pulsatilla vulgaris (S. 446), um $^1/_4$ Stachelbüschel von Echinocactus Eyresii.

Jedes Stellungsverhältniss, welches aus einander superponirten gleichzähligen Wirteln gebildet ist, weiset Orthostichen in einer Zahl auf, die das Produkt der Gliederzahl der Wirtel, multiplicirt durch den Nenner des Bruchtheils der seitlichen Distanz der Wirtelglieder ist, um welchen die consecutiven Wirtel gegen einander verschoben sind. Decussirte zweigliedrige Wirtel bilden 4, decussirte fünfgliedrige 10 Orthostichen; zweigliedrige Wirtel, welche um $^8/_{21}$ jenes Bruchtheils gegen einander verschoben sind, bilden 42 Längszeilen; dreigliedrige Wirtel, deren Verschiebung $^5/_{13}$ beträgt, stehen in 39 Orthostichen u. s. w. Dem entsprechend ist die Zahl der Parastichen einer Aufeinanderfolge von Wirteln ein Multiplum derjenigen Zahl, welche den Parastichen eines Stellungsverhältnisses von der Divergenz zukommt, das durch den Bruchtheil des Achsenumfangs von der Grösse jener Verschiebung bestimmt wird, und der Zahl der Wirtelglieder (S. 446). Die Längszeilen der Wirtelaufeinanderfolgen sind bald der Längslinie der Hauptachse genau parallel (z. B. bei Equisetum, Casuarina, Cereus mit Wirtelstellung) bald etwas tangentalschief; und zwar ist die Neigung sämmtlicher Längszeilen in einer Reihe von Fällen gleichsinnig (so bei den decussirten Blätterwirteln der Caryophylleen, Rubiaceen, Gentianeen, Labiaten); in einer andern Reihe sind die Längszeilen der einen Längshälfte der Achse denen der anderen Längshälfte entgegengesetzt geneigt (Fraxinus, Syringa, Cupressus, Thuja, Juniperus[4]).

Trägt eine Achse einander superponirte Wirtel verschiedener Gliederzahl, und steht kein Glied des einen Wirtels genau über oder unter einem Gliede des nächst benachbarten, so ist in der Regel die Verschiebung der Glieder des einen Wirtels gegen die des anderen nach einem Bruchtheil der seitlichen Distanz der Glieder eines der beiden Wirtel bemessen. Ebenso, wenn auf ein Stellungsverhältniss mit zerstreuten, einzeln stehenden Gliedern ein Wirtel folgt, dessen eines (erstes, am frühesten über die Aussenfläche der tragenden Achse hervortretendes) Glied nicht zu dem letzten einzelnen Gliede in demselben Divergenzwinkel steht, wie diese zerstreuten Glieder zu einander. Analog geht es her, wenn auf eine Wirtelstellung ein zerstreutes Stellungsverhältniss anderer Divergenz folgt[5]. Beispiele

---

1) A. Braun, N. A. A.C. L. 15, p. 378. — 2) Ebend. p. 179. — 3) Ebend. p. 180.

4) Näheres über diese Verhältnisse in den §§ 11, 23, 24.

5) Es möge genügen, diese Verhältnisse hier kurz anzudeuten. Zu ihrer näheren Besprechung werden die beiden folgenden §§ und der § 23 Gelegenheit geben. Die einschlägigen Beziehungen verschiedener Stellungsverhältnisse zu einander suchte Schimper als metagogische und epagogische Prosenthese zu charakterisiren (vgl. A. Braun's Bericht in

für diese Fälle liefert in grösster Ausdehnung die Anordnung der Blattgebilde seitlicher vegetativer und blüthentragender Achsen in dem Verhältnisse der erst gebildeten, untersten Blätter, deren Divergenz meist eine einfache ist, zu den in complicirteren Stellungsverhältnissen stehenden später entstandenen, höheren Blättern.

Wenn die Stängelgürtel zwischen zweien oder mehreren, alternirenden oder um weniger als die Hälfte der seitlichen Distanz zweier Glieder gegen einander verschobenen Wirteln sehr kurz bleiben, so können die Glieder der einander nahen Wirtel bei weiterem Dickenwachsthum sich zwischen einander schieben und einen scheinbar einfachen Quirl oder Kranz bilden. Beispiele weniggliedriger solcher zusammengesetzten Wirtel sind: die aus 2 zweigliedrigen Wirteln bestehenden Perianthien von Daphne, Blumenkronen von Capparis; die aus 2 dreigliedrigen Wirteln gebildeten (sechstheiligen) Perianthien von Funkia, Triteleia, Hippeastrum und vieler Verwandten. In vielgliedrigen zusammengesetzten Wirteln stehen die Staubblätter der meisten Papaveraceen, Rosaceen, Cistineen, vieler Myrtaceen, der Capparis (vgl. § 10), die Fruchtblätter vieler Rosaceen, die von Papaver. Uebereinanderstehende zusammengesetzte Wirtel pflegen gegen einander in bestimmter Weise verschoben zu sein. So stehen z. B. die Karpelle von Potentilla intermedia in alternirenden 15gliedrigen Wirteln, deren jeder aus 3 fünfgliedrigen zusammengesetzt ist (Fig. 85).

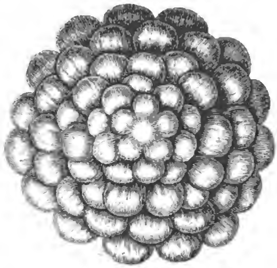


Fig. 85.

Inconstante Divergenzen. Zwar bei der grossen Mehrzahl der Pflanzenformen halten die nach einander in aufsteigender Folge entstehenden seitlichen Bildungen derselben Achse annähernd gleiche Divergenzwinkel ein; der Art, dass z. B. ein von einem beliebigen ersten aus gezähltes zweites Laubblatt einer Eiche vom ersten um $^2/_5$ seitlich divergirt, das 3te vom 2ten, das 4te vom 3ten ebenso viel u. s. f. Aber dieses Verhältniss ist durchaus kein durchgreifendes. Unter den monokotyledonen Pflanzen, deren Blätter unter Divergenzen auf einander folgen, die kleiner als die Hälfte, und grösser als ein Drittel des Achsenumfangs sind, finden sich nicht wenige, deren Blätter gar keine constanten Divergenzwinkel zeigen, bei denen die Divergenz der Blätter unstät zwischen Grössen schwankt,

Fig. 85. Mitte einer jungen Blüthenknospe der Potentilla intermedia in der Scheitelansicht. Die Blüthenachse ist mit den Anlagen der Karpella bedeckt, welche aussen in alternirenden 14gliedrigen Wirteln stehen, denen sich als vorletzter ein 10gliedriger, als letzter ein 5gliedriger anschliesst.

Flora 1835, 172 ff.). Der Ausdruck, den er für die einfachen Thatsachen giebt, insbesondere die Bezeichnung der Verschiebung durch Bruchtheile des Umfangs der ganzen Achse, ist ein sehr wenig glücklicher; der betreffende Abschnitt seiner Darstellung der schwerst verständliche seiner ganzen Blattstellungslehre.

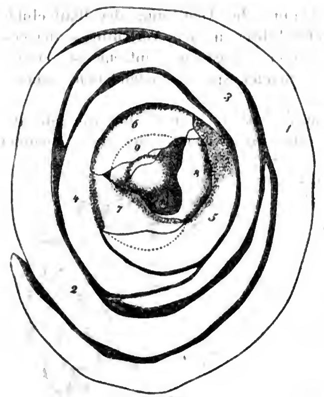


Fig. 86.

die bald nahezu die Hälfte eines Kreises erreichen, bald kaum ein Drittel desselben übersteigen. Ausgezeichnete Fälle dieser Art bieten alle darauf untersuchten Arten der Gattung Luzula dar; ferner die Liliacee Chlorophytum Gayanum (Cordyline vivipara der Gärtner). Schwankende Divergenzwinkel, doch minder grosse Abweichungen von einer nahezu $^3/_7$ betragenden Divergenz, zeigen auch die Laubblätter der Musa Cavendishii. Auch die Staubblätter vieler Begonien zeigen unstäte, sehr kleine Divergenzen (S. 163).

§ 10.

Entstehungsfolge seitlicher Sprossungen.

Seitenachsen eines Stängels entstehen in aufsteigender Ordnung; sie treten über die Aussenfläche des apicalen, stetig in der einmal eingeschlagenen Richtung den Ort verändernden Vegetationspunktes der (relativen) Hauptachse in derjenigen Reihenfolge hervor, welche der Succession der Glieder im Grundwendel des Stellungsverhältnisses der betreffenden Gebilde entspricht. Seitenachsen, welche eine Ausnahme von dieser Regel machen, fallen unter den Begriff der adventiven Sprossen (S. 421). Für Blätter gilt nicht das Gleiche; gilt es nicht, dass solche, die aus secundären oder tertiären Vegetationspunkten des Stängels entspringen, Sprossungen anderer Würde sind, als die am apicalen Vegetationspunkt gebildeten. Die Fälle sind nicht selten, in welchen dicht gedrängt stehende Blätter eine andere Entstehungsfolge einhalten, als die Anordnung der Glieder des Grundwendels der Blattstellung; in welchen höher an der Achse stehende früher über den Umfang der Achse sich erheben, als solche die derselben tiefer eingefügt sind; oder in denen innerhalb eines Wirtels der Achse gleich hoch inserirter Blätter die einzelnen Glieder desselben in anderer Ordnung sich erheben, als der Lauf des Grund-

Fig. 86 stellt den Querdurchschnitt einer Blattknospe der Luzula pediformis dar. Die Divergenzen der einander folgenden Blätter sind sehr ungleich: von 1 zu 2 fast $^1/_2$, von 2 zu 3 etwas weniger, von 3 zu 4 annähernd $^2/_5$, von 4 zu 5 kaum mehr als $^1/_3$, von 5 zu 6, von 6 zu 7 etwa $^2/_5$, von 7 zu 8 etwa $^3/_8$, von 8 zu 9 nicht viel über $^1/_3$, von 9 zu 10 fast $^1/_2$. Andere Fälle sind noch schlagender. Ich sah an Querdurchschnitten anderer Blattknospen derselben Luzula die nachstehenden Divergenzen einander folgen:

$^2/_5$, $^4/_9$, $^1/_3$, $^3/_8$, $^2/_5$, $^2/_5$, $^1/_3$, $^3/_8$, $^3/_7$, $^1/_3$, $^2/_5$, $^1/_2$, $^2/_5$, $^1/_3$, $^1/_3$.

Aehnlich bei Luzula maxima und bei Chlorophytum (bei welch letzterem auch die Rollung der Blätter in ihrer Wendung unstät ist).

wendels desjenigen Stellungsverhältnisses der Hauptreihe verlangen würde, auf welches der Wirtel seiner Gliederzahl nach bezogen werden könnte. Es kommen derartige Fälle sowohl an vegetativen Blättern vor, als auch an solchen, welche als Fortpflanzungsorgane functioniren.

Hieher gehört zunächst die frühe Entwickelung von Blättern aus der einen Seite einer Achse, die späte Entwickelung gleichartiger tiefer oder gleich hoch stehender Blätter aus der entgegengesetzten Seite derselben.

Sie findet sich in anschaulichster Weise in der Entwickelung der Staubblätter männlicher Blüthen von Begonien. Diese Staubblätter stehen in der fertigen Blüthe nach mehr oder weniger ungleichen Divergenzen; ohne wahrnehmbare Regelmässigkeit bei B. heracleifolia Cham. und Schlecht., kaum regelmässiger bei B. xanthina Hook; in annähernd constant gleicher Divergenz bei B. incarnata Lk u. Otto, in den von mir untersuchten Blüthen ungefähr nach $^2/_{21}$. Die ersten Staubblätter entstehen nahe über der Insertion des hinteren oder des einen lateralen Perigonialblattes seitlicher Blüthen, und von da nach dem Ende der Blüthenachse hin über die ganze nach hinten oder zur Seite gewendete Fläche der Blüthenachse bis nahe an oder bis auf deren Gipfel (wo sie bei B. heracleifolia und einer von Payer als B. eriocaulis bezeichneten Form rascher sich weiter ausbilden als weiter abwärts), während die nach vorn oder nach der anderen Seite gewendete Fläche des Achsenendes zunächst noch keine Staubblätter hervortreten lässt. Diese erheben sich hier erst nach Anlegung der apicalen oder nahezu apicalen, indem von den Seiten her nach vorn oder gegenüber hin die Anlegung neuer Blattgebilde vorschreitet[1]). Die Seite der Blüthenachse, an welcher die Anlegung von Staubblättern beginnt und beschleunigt sich vollzieht, ist stets die in Bezug auf die Lothlinie obere: z. B. über der Basis des hinteren, der vegetativen Hauptachse zugewendeten, der 4 Perigonialblätter an der Gipfelblüthe der als Dichasium ausgebildeten, stets lateralen Inflorescenzen; und vor dem nach rechts stehenden seitlichen Perigonialblatt der nach rechts, vor dem nach links stehenden der nach links seitlich an der in jener Blüthe endigenden Achse entspringenden nächsten Blüthe. Diese Verhältnisse lassen sich besonders leicht an den grossen ostindischen Formen, der Begonia xanthina Hook, B. rubrovenia Hook und den in den Gärten zahlreich vertretenen Mittelformen zwischen diesen (welche sehr wahrscheinlich eben nur Varietäten, nicht Bastarde sind) constatiren, die Klotzsch als die Gattung Platycentrum zusammenfasste. Aehnlich verhalten sich die Resedaceen. Die Staubblätter der Meisten derselben stehen in einem einzigen, vielgliedrigen Wirtel (bei Asterocarpus sesamoïdes 13zählig, bei Reseda 18—24zählig). Auch hier ist die hintere der Hauptachse der Inflorescenz zugekehrte Seite der Achse der durchwegs lateralen Blüthen die in der Entwickelung geförderte. Schon die Kelch- und Kronenblätter erheben sich hier zeitiger über die Peripherie der Achse, als an deren Vorderseite; und von den Staubblättern sind bei Reseda odorata schon 8—10, bei Asterocarpus 5—7 aus der hinteren Hälfte der Blüthenknospe hervorgetreten, während deren vordere Hälfte noch ohne Staubblattanlagen ist. Die Entwicke-

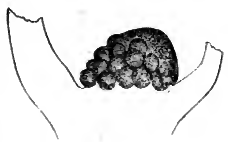


Fig. 87.

Fig. 87. Seitenansicht des Endes einer durch einen medianen Längsdurchschnitt halbirten jungen männlichen Blüthenknospe der Begonia xanthina Hook. Links, vor dem hinteren Perigonialblatt, dessen basilares Stück nur gezeichnet ist, hat die Anlegung von Staubblättern begonnen; sie ist bis zur gegenüber stehenden Kante eben vorgerückt.

1) Payer, Organogénie Taf. 92, Fig. 4—9, Beg. eriocaulis. Payer giebt an, dass bisweilen auch die umgekehrte, auf der Vorderseite beginnende Entstehungsfolge eintrete (Fig. 5); mir kamen derartige Fälle nicht vor.

lung schreitet auch hier von hinten nach vorn an beiden Seiten gleichmässig vor. Auch die Karpelle, 4 bei Reseda, 5 bei Asterocarpus, zeigen dieselbe Reihenfolge des Hervortretens[1].

Einseitige Beschleunigung der Entwickelungsfolge in umgekehrter, vom (häufig fehlenden) Stützblatte nach der Hauptachse hin fortschreitender Richtung kommt den Blattgebilden der Blüthen der Papilionaceen zu. Das Stützblatt wird, wenn überhaupt, erst nach dem Auftreten der Blüthenachse angelegt, mit welcher es häufig weithin verwächst (bei Cytisus Laburnum z. B.). Das an der Blüthenachse zuerst auftretende Kelchblatt ist das median nach vorn, über dem Stützblatt stehende[2]. Demnächst bildet sich gleichzeitig rechts und links von diesem ein Kelchblatt. Die beiden vorderen Petale werden bemerklich, noch ehe die beiden hinteren Kelchblätter sich über die Fläche der Blüthenachse erhoben haben. Das median vorn stehende Staubblatt des äusseren Kreises ist das zuerst entstehende; das median nach hinten stehende des inneren Kreises das zuletzt sich bildende (Fig. 88. 89 und 92, S. 466).



Fig. 88.

Wesentlich ähnlich verhält sich die Entstehungsfolge der Blattgebilde der Cruciferenblüthe. Ist die Blüthenachse durch ein Blatt gestützt (was selten der Fall), so tritt dieses erst nach der Erhebung der über ihm stehenden Seitenachse über den Umfang des Vegetationspunkts der Inflorescenz-Hauptachse hervor. Das erste Blatt der Blüthenachse ist das median nach vorn stehende Kelchblatt. Nach ihm entwickeln sich zunächst die beiden seitlichen; dann erst das hintere[3], (dessen Basis weiterhin rasch sich verbreitert, so dass sie die hinteren Seitenränder der seitlichen Kelchblätter deckt). Die zwei vorderen, rechts und links vom ersten Kelchblatt stehenden Glieder des vierzähligen Wirtels der Kronenblätter erscheinen vor den hinteren.

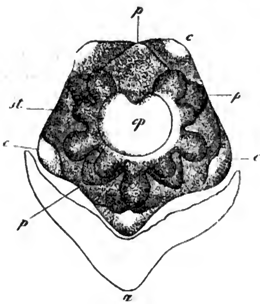


Fig. 89.

Es tritt öfters die Erscheinung ein, dass nach Anlegung eines oder einiger Wirtel von Blättern, mit deren Hervorbringung die Entwickelung der betreffenden Achse abschliesst, unterhalb der Einfügungszone des untersten dieser Blattkreise ein Gürtel der Stängelachse in den Zustand eines tertiären Vegetationspunktes übergeht, und Blattgebilde in Anzahl producirt; entweder in aufsteigender oder in absteigender Folge. Solche eingeschaltete Blattgebilde halten in ihrer Stellung

Fig. 88. Scheitelansicht einer jungen Blüthenknospe des Astragalus asper Jacq. Die drei nach vorn gerichteten Kelchblätter sind die einzigen bis dahin gebildeten Blattgebilde der Blüthe.

Fig. 89. Scheitelansicht einer älteren Blüthenknospe derselben Pflanze. Die beiden hinteren, zuletzt entstandenen Kelchblätter sind noch sehr klein; das median hinten stehende Kronenblatt (die Fahne) hat bereits sein starkes Wachsthum in die Breite begonnen; das über diesem stehende Staubblatt ist noch nicht angelegt. Das Fruchtblatt, dessen Entwickelung derjenigen der Staubblätter weit vorauseilt, ist nahe über seiner Basis quer durchschnitten.

1) Payer a. a. O. Taf. 39, 40. — 2) Payer, Organogénie, p. 518, Taf. 104.

3) Diese Thatsache ist bereits von Payer bemerkt: Organogénie, Taf. 44, Fig. 3, 4. Die übrigen im Vorstehenden gemachten Angaben über die Entwickelungsgeschichte der Cruciferenblüthe wird eine demnächst erscheinende Arbeit Wretschko's im Einzelnen belegen.

sehr regelmässige Divergenzen ein. Dieser Vorgang hat eine weite Verbreitung im Bildungsgange der Blüthen der Phanerogamen.

So bei der Bildung der Cupula von Quercus. Zur Zeit, da die Antheren der männlichen Blüthen stäuben, stehen die weiblichen Blüthen von Quercus Robur (sessiliflora und pedunculata), von Q. rubra und Q. Cerris von nur einem oder zwei wenigzähligen Wirteln von Hochblättern umgeben, welche später an der Basis der Cupula sich finden, in den Achseln ihrer Bracteen. Die 3 Perigonialblätter sind vollständig, die 3 Karpelle in ihren oberen, Griffel und Narbe bildenden Theilen ausgebildet. Zwischen der Basis der Blüthe und den wenigen (bei Q. Robur sessilifl. 5 bis 5 + 3) Blättern an der Basis der Cupula ist ein Ringwulst aus kleinzelligem Gewebe im Zustand des Urparenchyms eingeschaltet, aus welchem nach erfolgter Bestäubung die ganze blattreiche Cupula sich entwickelt (Fig. 90). Zunächst beginnt in diesem Ringwall, und zwar in der ringförmigen Gewebspartie, welche durch zwei zur Blüthenachse einwärts geneigte, durch seine innere und äussere Gränze gelegte Parallelebenen (Kegelmäntel) begränzt ist, intercalares Wachsthum und Zellvermehrung; an der nach Aussen gewendeten Böschung des



Fig. 90.

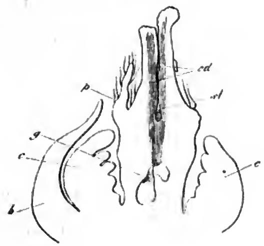


Fig. 91.

Walles um vieles beträchtlicher als an der in inneren. Der Ring verwandelt sich binnen 3 Wochen in eine tief schüsselförmige Krause, welche die Blüthe umgiebt, und aus ihrer Innenfläche in von Aussen nach Innen aufsteigender, s c h e i n b a r von Oben nach Unten absteigender Ordnung fort und fort neue Blätter entwickelt (Fig. 91). Weiterhin steigert sich das, bis dahin an der Basis der Krause stetig fortdauernde, Wachsthum der jungen Cupula an deren Innenfläche weit über das der Aussenfläche; jene wird nach aussen gestülpt, so dass die jeweilig jüngsten Blättchen der Cupula auf deren freien oberen Rand zu stehen kommen. — Nach Innen von den die Cupula umstehenden 5 Hochblättern ordnen sich die neu entstehenden Blättchen der Cu-

Fig. 90. Längsdurchschnitt einer weiblichen Blüthe der Quercus Robur L. sessiliflora zur Blüthezeit, Mitte Mai. *b* Bractee; *c* Anlage der Cupula (rechts sind erst 3, links erst 2 der Blättchen derselben angelegt); — *p* Perianthium; *f* Pistill; die 3 Karpelle, welche dasselbe zusammensetzen, sind an den Seitenrändern verwachsen, einen engen axilen Kanal zwischen sich lassend. Die Fruchtknotenhöhle ist noch nicht angelegt. Vergr. 20.

Fig. 91. Medianer Längsdurchschnitt einer weiblichen Blüthe derselben Eiche, drei Wochen nach der Bestäubung. *st* der (nicht als Leiter der Pollenschläuche functionirende) Griffelkanal; *cd* Gewebstränge im Innern der Karpelle innerhalb deren die Pollenschläuche herabsteigen; *g* Fruchtknotenhöhle (ein Fach links ist median durchschnitten; rechts ist die Scheidewand getroffen, welche die beiden anderen Fächer trennt; da dieselbe unvollständig ist, sieht man den, den 3 Fächern gemeinsamen dreilappigen Raum). Bedeutung der übrigen Buchstaben wie in vorhergehender Figur. Jederseits sind 6 Blättchen der Cupula angelegt. Die Umstülpung der inneren Fläche der Cupula hat noch nicht begonnen. Vergr. 10.

pula so ein, dass sie alternirende vielgliedrige Wirtel, meist mit merklicher tangentalschiefer Neigung der Längszeilen (S. 460) bilden. Die später sich bildenden Wirtel nehmen an Gliederzahl zu. Die Blättchen stehen am oberen Theile der Cupula meist nach Divergenzen, deren Zähler 2, deren Nenner eine hohe Ziffer ist, z. B. nach $^2/_{35}$. — Fagus und Castanea verhalten sich ähnlich, nur dass bei ihnen die junge Cupula von Anfang an neue Blätter an der Aussenseite ihres freien Randes hervorbringt; die bei Quercus Robur vorkommende Umstülpung der jungen Cupula findet hier nicht statt[1].

In minder augenfälliger Weise kommt die Anlegung höher oder weiter nach Innen stehender Blattkreise vor dem Hervortreten tiefer stehender Blattwirtel bei vielen Blüthen dikotyledoner Gewächse dadurch zur Erscheinung, dass die Fruchtblätter in einem Zeitpunkte auftreten, zu welchem die Vollzahl der Staubblätter noch nicht über die Fläche der Blüthenachse sich erhoben hat. So erscheinen bei Tropaeolum majus und Moritzianum die drei Karpelle schon nach Bildung der äusseren 5 der 8 Staubblätte. Bei allen Rosaceen mit zahlreichen Staubblättern treten die untersten Wirtel von Karpellen lange vor den innersten Staubblattwirteln auf (vergl. die Abbildungen von Rosa, einige Seiten weiter); so bei Rubus, Potentilla, Rosa. Gleiches gilt von den Myrtaceen mit zahlreichen und unzweifelhaft in Wirteln stehenden Staubgefässen: Punica, Encalyptus[2]. In allen diesen Fällen geschieht das Auftreten der eingeschalteten Blattkreise in aufsteigender, von Aussen nach Innen fortschreitender Folge. — In sehr ausgezeichneter Form eilt ferner bei den Papilionaceen die Bildung des einzigen Karpells derjenigen eines Theils der Kelch- und Kronenblätter, sowie sämmtlicher Staubblätter voraus. Das Karpell erhebt sich aus (oder genauer neben) dem Scheitel der Blüthenachse schon nach Anlegung der drei vorderen Kelchblätter, noch vor derjenigen der beiden vorderen Petala, und erreicht eine, alle andern Blattgebilde der Blüthe weit überragende Länge, lange bevor sämmtliche Stamina angelegt sind (Fig. 92)[3].

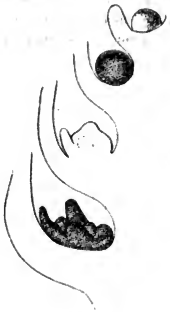


Fig. 92.

Die schlagendsten bis jetzt bekannten Beispiele der umgekehrten, von oben nach unten fortschreitenden Entwickelungsfolge mehrerer Blattkreise, welche auf einem zwischen bereits

Fig. 92. Längsdurchschnitt der einen Seite des knospenden Inflorescenzgipfels des Astragalus asper Jacq. Die Achsen der beiden obersten Blüthen, welche von Aussen gesehen werden, tragen noch keine Blätter. Die der dritten (von oben) ist durch den Schnitt halbirt. Das vordere Kelchblatt ist median getroffen; die Lage des einen seitlichen Kelchblatts, welches auf der der Schnittfläche abgewendeten Seite der Blüthenachse bis jetzt allein sich entwickelt hat, ist durch punktirte Linien angedeutet. Das dicke Karpell erhebt sich bereits aus der Blüthenachse. An der untersten, von Aussen gesehenen Blüthe ist das Karpell schon lang, während noch kein Staubblatt sichtbar ist.

1) Diese Darstellung der Entwickelung der Cupula beruht auf 1855 und 56 angestellten Untersuchungen, deren Ergebniss ich damals schon mehreren mir bekannten Botanikern mittheilte, unter Andern auch Schacht. In dessen Buche »der Baum«, 2. Aufl. 1860, p. 263, findet sich denn auch die erste richtige Andeutung über die Bildungsweise der Cupula; in der ersten Auflage desselben Buchs, 1853, findet sich p. 271 die früher allgemein gehegte Ansicht ausgesprochen, die Cupula sei aus zahlreichen, am Grunde verwachsenen Blättchen gebildet.

2) Payer, Organogénie, Taf. 98, Taf. 99, Fig. 19. In Betreff des unzweifelhaften Vorhandenseins zahlreicher Staubblatt w i r t e l (nicht zusammengesetzter Staubblätter) bei diesen Myrtaceen vergleiche die Anmerkung zur Entwickelungsgeschichte der Staubblattstellung der Rosaceen weiter unten.

3) Angedeutet schon in einer Abbildung Payer's: Organogénie, Taf. 104, Fig. 21. Im Text p. 518) ist das interessante Verhältniss auffallender Weise ausdrücklich geläugnet.

angelegte Blätter eingeschalteten, in den Zustand eines Vegetationspunktes zurück kehrenden Gewebegürtels der Achse entstehen, bietet die Entwickelung der zahlreichen Staubblätter von Cistus und von Capparis spinosa [1]. Kurz vor dem ersten Hervortreten des Kreises von fünf Fruchtblättern werden nahe am Scheitel der hochgewölbten Blüthenachse von Cistus die obersten 5 nach $^1/_5$ Divergenz stehenden Staubblätter sichtbar, in deren Interstitien bald 5 andere, kaum tiefer stehende, sich einschieben, mit jenen einen 10gliedrigen zusammengesetzten Wirtel bildend (Fig. 93, obere Figur). Hierauf wird unter diesem ersten Wirtel ein zweiter, mit jenem alternirender 10gliedriger Wirtel angelegt; nach diesem ein dritter, dessen Glieder ziemlich genau

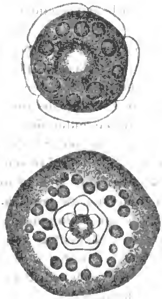


Fig. 93.

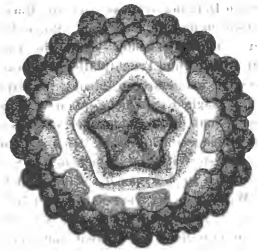


Fig. 94.

unter denen des ersten stehen (Fig. 93, untere Figur). Weiter abwärts bilden sich in absteigender Folge noch 4—5 20gliedrige zusammengesetzte Wirtel, unter sich alternirend, deren oberster je ein Blatt unter einem, und je eines zwischen zweien Blättern des ihm superponirten 10gliedrigen Wirtels stehen hat (Fig. 94). Dem analog verhält sich der Entwickelungsgang der zahlreichen Staubblätter von Capparis. Nur sind die beiden zuerst auftretenden, obersten Wirtel alternirend 4gliedrig. Sie bilden einen zusammengesetzten 8gliedrigen Wirtel, unterhalb dessen weitere, mit ihm alternirende, 8- und 16gliedrige Wirtel in absteigender Folge entstehen [2]. Mit der Entwickelung der Staubblätter der Ternstroemiaceen, insbesondere derer der Camellien, verhält es sich derjenigen der Cisten analog [3].

Die Einschaltung nur eines oder nur zweier Wirtel unterhalb der Einfügung eines bereits gebildeten Blattwirtels kommt in den Blüthen noch zahlreicherer Pflanzenformen vor. Bei den Hypericineen mit fünf zusammengesetzten Staubblättern, wie Hypericum calycinum, H. hircinum wird nach den fünf Kelchblättern ein Wirtel von 5, mit den Kelchblättern alternirenden

Fig. 93. Oben: Scheitelansicht einer jungen Blüthenknospe, deren Achse dicht über der Insertion der (in der Zeichnung somit nicht sichtbaren) Kelchblätter durchschnitten ist. Zu Aeusserst die 5 Kronenblätter; im Centrum ein Kreis von 5 Staubblattanlagen, unter dem ein zweiter, mit ihm alternirender solcher Kreis in Bildung begriffen ist. — Unten: Scheitel einer etwas weiter entwickelten Blüthenknospe, die dicht über der Einfügung der Kronenblätter durchschnitten ward. Die 5 Karpelle sind angelegt; 2 zusammengesetzte 10gliedrige Wirtel sind vollständig gebildet, ein dritter noch in der Anlegung begriffen.

Fig. 94. Aehnliches Präparat eines weiter entwickelten Zustandes. Das Pistill ist mehr über der Basis quer durchschnitten.

---

1) Payer, Organogénie, Taf. 41, Fig. 5—16. — 2) Ebend. Taf. 3, Fig. 4—8, 10, 13—25.
3) Ebend. Taf. 134.

Staubblatt-Anlagen gebildet. Dann erst treten die fünf Kronenblätter auf, unterhalb jedes Staubblatts eines. Sie sprossen hervor aus einer Zone der Blüthenachse, welche ein intercalares Wachsthum und intercalare Zellvermehrung zeigt[1]). Ebenso bei Tilia. Bei den Oxalideen, Geraniaceen, Zygophylleen[2]) wird nach Anlegung des inneren, mit den Kronenblättern alternirenden 5gliedrigen Staubblattwirtels ein 5gliedriger Blattkreis zwischen diesen und den Kronenblättern eingeschaltet. Die Glieder dieses Kreises bilden sich bei Zygophyllum, Tribulus, Oxalis, Geranium, Pelargonium zu Staubblättern aus, bei Erodium entwickeln sie sich zu schmalen blumenblattähnlichen Bildungen. Bei der Geraniacee Monsonia ovata, bei der Zygophyllee Peganum Harmala wird unterhalb des inneren 5gliedrigen Staubblattkreises nachträglich ein 10gliedriger gebildet, von dessen Gliedern je ein Paar vor einem der Kronenblätter steht[3]).

An diesen Hergang schliesst sich die Entwickelung des Kelches der Compositen, Dipsaceen, Valerianeen und Rubiaceen an. Ihnen Allen ist es gemeinsam, dass die Blätter des Kelches später — meist viel später — über die Aussenfläche der Blüthenachse sich erheben, als die Kronen-, Staub- und Fruchtblätter[4]). Bei reichster Ausbildung des Kelchs von Compositen besteht derselbe aus mehreren, einander superponirten, vielgliedrigen, unter sich alternirenden Wirteln: z. B. 25gliedrigen bei Centaurea Scabiosa. Der oberste solcher Wirtel sprosst erst dann hervor, wenn die Corollenzipfel sich zusammeneigten, die Corollenröhre schon eine beträchtliche Länge erreichte. Die tiefer stehenden 2 oder 3 entwickeln sich in absteigender Folge. Der oberste Wirtel bildet sich zu den Schüppchen, die untersten zu den Haaren der Samenkrone aus[5]). In den meisten Fällen bilden die Kelchblätter nur einen einzigen, spät auftretenden Wirtel: so der vielgliedrige der Hieracien[6]), der etwa 15gliedrige von Sonchus[7]), der 10gliedrige der Centaurea Jacea[8]), der 5gliedrige von Bidens[9]). In den anderen Familien kommen nur einreihige Kreise spät auftretender Kelchblätter vor: 20gliedrig bei Dipsacus, 15gliedrig bei Centranthus, 5gliedrig bei Succisa, 4gliedrig bei Rubia[10]).

Dass die Kelche der genannten Familien aus Wirteln wirklicher Blattgebilde bestehen, kann keinem Zweifel unterliegen, wenn man die hohe Ausbildung derselben bei Formen wie Scabiosa, Sphenogyne, Leucanthemum, Tanacetum, Valerianella ins Auge fasst. Der von Buchenau gegen ihre Deutung als Blätter erhobene Einwand — ihr Auftreten nach der Entwickelung höher stehender Blattwirtel[11]), — wird hinfällig durch die bei Cupuliferen, Rosaceen, bei Cistus und bei Capparis vielfältig constatirten Fälle des Auftretens tiefer stehender unzweifelhafter Blattwirtel nach dem Auftreten höhe-

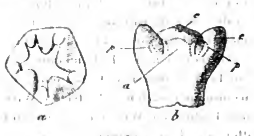


Fig. 95.

Fig. 95 *a*. Sehr junge Blüthenknospe der Potentilla intermedia L. vor Anlegung des sog Aussenkelchs., *c* Kelchblätter; *p* zwei der durch dieselben hindurch schimmernden Kronenblätter, *a* Ende der Blüthenachse. — Fig. *b*. Kelch einer weiter entwickelten Knospe in Scheitelansicht, bei weit schwächerer Vergrösserung. Mit den 5 Kelchblättern wechseln die zur Zeit noch viel kleineren Glieder des Aussenkelchs ab.

1) Bei Payer, Organogénie, Taf. 1, Fig. 2, sind die Anlagen der Staubblätter irrthümlich als Kronenblätter bezeichnet. — 2) Wahrscheinlich waltet bei Ruta das gleiche Verhältniss ob.

3) Payer, Organogénie, Taf. 11—14.

4) Diese Thatsache wurde zuerst durch Duchartre aufgefunden. Ann. sc. nat. 2e Sér. Bot. Taf. 16. Seine Folgerungen aus ihr sind vielfach nicht stichhaltig: vergl. deren Kritik durch Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. 1, 1854, p. 108.

5) Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. 1, Taf. 6, Fig. 37, 38.

6) Payer, Organogénie. Taf. 134, Fig. 33, 34.

7) Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. Fig. 19.

8) Payer, Organogénie, Taf. 134, Fig. 35—37.

9) Buchenau, in Abh. Senckenb. Ges. 1, Fig. 28. — 10) Ebend. Taf. 5; Payer, Organogénie, Taf. 129, 131. — 11) Ebend. p. 124.

rer. Dahin zählt denn auch die Bildung des sogenannten Aussenkelchs von Alchemilla, Potentilla und Fragaria. Der letztere, aus gelegentlich vorkommenden Bildungsabweichungen, längst als ein Kreis seitlicher Sprossungen (Stipeln) der Kelchblätter gedeutet[1], tritt um Vieles später in die Erscheinung als die Blätter des ächten Kelchs, zwischen diese eingeschaltet (Fig. 95)[2], und greift nur in Folge eines noch später eintretenden Breitenwachsthums seitwärts unter jene.

Eine lange Reihe von Entwickelungsvorgängen, die auf den ersten Blick gleichfalls hieher zu gehören scheinen, fällt unter einen andern Gesichtspunkt. Die Ausbildung der Staubblätter in absteigender Folge bei Tiliaceen, Malvaceen, Hypericineen, Mesembryanthemeen, ächten Loaseen u. v. A. ist nicht die Anlegung selbstständiger Wirtel unterhalb bereits gebildeter, sondern die absteigend fortschreitende Entwickelung neuer (lateraler, in mehreren Fällen auch dorsaler) Abschnitte (= Blättchen) zusammengesetzter Staubblätter.

Zu Wirteln zusammengeordnete Blätter oder Zweige entstehen in sehr vielen Fällen successiv. Das völlig gleichzeitige Hervortreten sämmtlicher oder vieler Glieder eines Wirtels über die Aussenfläche des ihn tragenden Stängels scheint das minder häufige Vorkommen: als Beispiele mögen angeführt werden: der Astquirl des Endes des Promycelium keimender Teleutosporen der Tilletia Caries[3], die Blattquirle der wenigzelligen Meeresalgen Acetabularia, Dasycladus[4], die zuerst aus dem freien Rande der gleichhohen, ringwallförmigen Anlage eines Blattkreises sich erhebenden Zähne der scheidenförmigen Blattwirtel der Equiseten — (bei armblättrigen Formen wie Equis. scirpoïdes Mich. oder Keimpflanzen des Equis. arvense 3, bei reichblätterigeren Formen 4, bei den reichstblätterigen auf die Entwickelung bisher untersuchten 7[5]); — die Kotyledonen der meisten Dikotyledonen, die 5gliedrigen Staubblätterwirtel von Cistus, Geranium, die 8 Staubblätter von Polygala, die 10- und 15gliedrigen Staubblattwirtel von Rosa, von Rubus caesius, die Karpelle von Tropaeolum, Papaver somniferum, Ricinus. Und selbst in manchen dieser, in vielen ihnen analogen Fällen ist es wahrscheinlich, dass zwischen dem Hervortreten der einzelnen Glieder eines Wirtels eine, nur äusserst geringe, Zeitfrist verstreicht[6]. Wo die Zeitdifferenz des Auftretens der verschiedenen Wirtelglieder merklich gross ist, da hält bei sehr vielen Blattwirteln diese Entstehungsfolge die Ordnung der Glieder des Grundwendels desjenigen Stellungsverhältnisses der Hauptreihe ein, dessen Nenner der Gliederzahl des Wirtels entspricht. Dies gilt namentlich von weniggliedrigen, zwei- bis fünfzähligen Wirteln. Sind superponirte solche Wirtel seitlich gegen einander verschoben, so steht das erste Glied des höheren Wirtels von dem letzten des niederen Wirtels nach derselben Rich-

1) Döll, Flora von Baden, p. 1095.

2) Für Alchemilla bereits gezeigt durch Payer, Organogénie, Taf. 101, Fig. 25.

3) Tulasne, in Ann. sc. nat. 4. sér. Bot. 2, Taf. 12, Fig. 7, 8.

4) Nägeli, Algensysteme, Taf. 3; Taf. 4, Fig. 4; Woronin u. Ann. sc. nat. 4. sér. Bot. 16, Taf. 7, Fig. 3; Taf. 8, Fig. 3.

5) Hofmeister, Vergl. Unters. Taf. 19, Fig. 43; Abh. Sächs. G. d. W. 4, Taf. 18.

6) Es ist ein viel zu weit gehender Ausspruch, den Payer thut, indem er behauptet, dass die Glieder der aus Wirteln gebildeten Corollen, Staubblatt- und Fruchtblattkreise phanerogamer Blüthen simultan über die Fläche der Blüthenachse sich erheben (Organogénie, p. 710, 714). Viele von Payer's eigenen Beobachtungen stehen damit im Widerspruche. Der Satz C. Schimper's aber: »gequirlte Blätter in dem Sinne . . . . dass sie . . . . in derselben Höhe des Stängels entstanden seien, giebt es nicht« — lässt sich nach dem gegenwärtigen Stande der Beobachtung ebensowenig aufrecht erhalten, wie insbesondere die ersten der im Vorstehenden aufgeführten Beispiele darthun.

tung hin, wie dieses letzte Glied von dem vorletzten des niederen Wirtels. Der Grundwendel des höheren Wirtels erscheint als directe Fortsetzung desjenigen des niederen Wirtels; nur dass die Divergenz zwischen dem letzten Gliede dieses und dem ersten Gliede jenes Wirtels um das Maass der Verschiebung der Wirtel gegen einander verkleinert ist.

In ausgedehnter Weise zeigt sich diese Erscheinung an den, aus dreigliedrigen alternirenden Wirteln gebildeten Blüthen der Monokotyledonen vom Typus der Liliaceen, und bei Kelch und Corolle der aus alternirenden pentameren Wirteln gebildeten Blüthen dikotyledoner Gewächse. Die drei Blätter des äusseren Kreises des Perianthium einer Lilie z. B. treten successiv, je um $^1/_3$ des Blüthenachsenumfangs von einander entfernt auf; das erste Blatt des inneren Kreises des Perianthium ist vom dritten des äusseren Kreises um $^1/_6$ des Achsenumfangs in derselben Richtung entfernt, wie jenes von dem nächstzuvor entstandenen Blatte. Auch nach der Anlegung der Blätter ist die Differenz der Entstehungszeit an der verschiedenen Grösse derselben leicht zu erkennen (Fig. 96). Ganz analog verhalten sich pentamere Blumen. Dafern das Auftreten der Glieder eines und desselben Wirtels zeitlich irgend erheblich auseinander liegt, lässt sich leicht constatiren, dass die einzelnen Blätter in der Ordnung der Glieder des Grundwendels eines Stellungsverhältnisses mit der Divergenz $^2/_5$ entstehen. Das erste Glied eines höheren Wirtels ist vom letzten des niederen um $^1/_{10}$ des Achsenumfangs in Richtung des Grundwendels entfernt. An den Kelchblättern tritt dieses Verhältniss in weitester

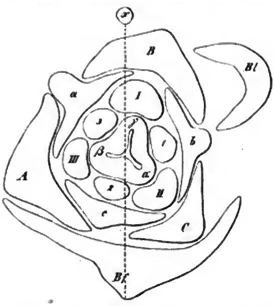


Fig. 96.

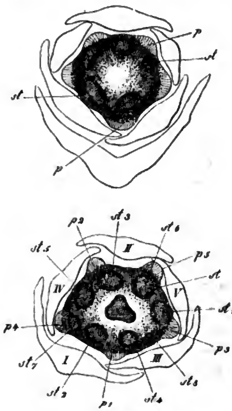


Fig. 97.

Fig. 96. Querdurchschnitt einer jungen Blüthenknospe des Lilium candidum, Ende April. *Bf* Stützblatt (Bractee); *Bl* Vorblatt (Bracteola), schief nach hinten gerichtet; *A B C* Blätter des äussseren, *a b c* Blätter des inneren Kreises des Perianthium; *I—III* und 1—3 Staubblätter, α β γ Fruchtblätter. x giebt die Lage der Inflorescenzachse an; die punktirte Linie von hier nach der Mitte des Stützblatts ist die Projection der Medianebene der Blume, welche mit keiner Mediane eines Blüthenblatts zusammen fällt.

Fig. 97. Zwei Blüthenknospen des Tropaeolum Moritzianum, nach Querdurchschneidung der Kelchblätter von oben gesehen. Die obere Figur, ein jüngerer Zustand, zeigt erst 5 Staubblätter (*st*) entwickelt; sie alterniren mit den Kronenblättern *p*. Die untere Figur zeigt die Anlagen der Staubblätter 6 und 7 in die Interstitien der Staubblätter 3 und 1, 2 und 5 eingeschoben. Stamen 8 ist noch nicht vorhanden (sein Ort ist zwischen St. 1 u. 4); die 3 Karpelle aber sind bereits angelegt.

Verbreitung in der verschiedenen Grösse der Kelchblätter und der Art der Deckung derselben bei deckender Knospenlage hervor. Ein hübsches Beispiel für die strenge Einhaltung der gleichen Entstehungsfolge durch noch 2 weitere fünfgliedrige Wirtel hindurch bietet Tropaeolum. Die 5 Petala alterniren mit den Kelchblättern, die zuerst auftretenden 5 Staubblätter mit den Kronenblättern; die zuletzt sich bildenden 3 Staubblätter entstehen vor dreien (nicht immer den nämlichen) der Kronenblätter [1] (Fig. 97). Weitere Glieder dieses Wirtels bilden sich nicht aus.

In häufiger Wiederholung kommt die Verschiebung der Entstehungsfolge weniggliedriger Blattwirtel stets in demselben Sinne bei den meisten der Pflanzen vor, deren Blätter in decussirten, gekreuzten zwei- oder dreigliedrigen Wirteln stehen: so z. B. bei Caryophylleen, Gentianeen, Rubiaceen. Die Glieder eines Wirtels treten hier deutlich succedan auf. Das erste eilt dem zweiten in der Entwickelung zunächst etwas voraus. Die Aufeinanderfolge ist in allen Wirteln die gleiche. Bei zweigliedrigen steht das 1te Blatt des Wirtels *B* z. B. rechts vom 1ten des Wirtels *A*, das 1te des Wirtels *C* rechts vom ersten des Wirtels *B* (Fig. 98 und schematische Fig. 99);

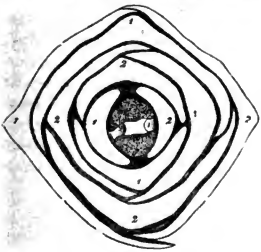


Fig. 98.

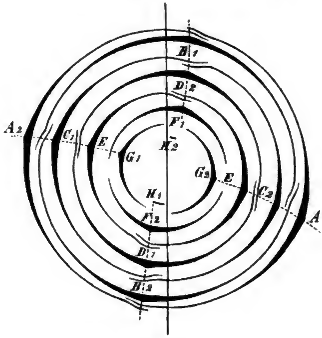


Fig. 99.

— bei dreigliedrigen Wirteln steht das 1te Blatt des Wirtels *B* (bei Rechtswendung des Grundwendels) rechts vom 3ten des Wirtels *A*, das erste Blatt des Wirtels *C* rechts vom 3ten des

Fig. 98. Querdurchschnitt einer seitenständigen Blattknospe des Dianthus Caryophyllus L. Die Entstehungsfolge der zwei Blätter jedes Wirtels tritt mehr noch, als in der etwas verschiedenen Grösse, in dem Umstande hervor, dass der Rand jedes ersten Blattes eines Wirtels über den des zweiten in der einen Längshälfte des zur Verticale geneigten Sprosses übergreift (in Fig. 98 unten und links, in Fig. 99 oben und links), während in der anderen Längshälfte des Sprosses der Rand jedes ersten Blattes vom anderen Rande des zweiten Blattes desselben Wirtels gedeckt wird.

Fig. 99. Schema der Entwickelungsfolge der decussirten Blätter von Caryophylleen u. s. w.

---

1) Dieser Entwickelungsgang steht im Widerspruch gegen die von A. Braun (Referat über Schimper: Flora 1835, p. 173) gegebene Auffassung, nach welcher die 8 Stamina von Tropaeolum mit der »Prosenthese $^3/_{10}$« auf die 5 Petala folgen sollen. Die Entstehungsfolge macht diese Annahme unzulässig, und auch die einer Verschiebung des 8gliedrigen Staubblattwirtels gegen den der Petala um $^1/_{10}$ ist nicht statthaft, wie ein Blick auf die Abbildungen zeigt. Da hier ein Gegensatz in Bezug auf eine der Fundamentalangaben der Schimper'schen Lehre besteht, habe ich die Blüthenentwickelung von Tropaeolum sehr oft wiederholt der Untersuchung unterworfen; stets mit dem gleichen Ergebniss; — welches im Wesentlichen auch mit den Angaben Payer's (Organog. Taf. 16) stimmt; weniger freilich mit denen Chatin's (Ann. sc. nat. 4. S. 5, Taf. 20).

Wirtels *B* — 1). (Die Blätter je des 3ten Wirtels stehen nicht völlig genau über denen des ersten, ein Verhältniss, was im § 11 auf seine nächste Ursache zurückgeführt werden wird.) — Selbst wo die Basen der beiden einander opponirten Blätter verwachsen, wie bei Sambucus racemosa, ist die (in verschiedener Grösse der beiden Blätter eines Wirtels einige Zeit nach der Anlegung noch kenntliche) ungleichzeitige Erhebung derselben über die Aussenfläche des Stängelendes leicht nachzuweisen (Fig. 100). Eine ebenfalls vielmalige Wiederholung gleichsinniger Verschiebung um andere Maasstheile zeigt die Entstehungsfolge der Glieder der Inflorescenzen von Dipsaceen, der Staub- und Fruchtblätter der Pulsatillen: eine Entstehungsfolge, welche genau den S. 462 auseinandergesetzten Stellungsverhältnissen in der Art entspricht, dass eine, die Insertionen der ersten Glieder der zahlreichen Wirtel verbindende Linie eine die Achse continuirlich umkreisende Schraubenlinie ist.



Fig. 100.

Kaum minder oft kommen aber andere Stellungsverhältnisse des erstentstehenden Gliedes eines höheren Wirtels zum letztentstandenen Gliede des nächst niederen Wirtels vor. Schon bei zweigliedrigen decussirten Wirteln ist das Gegentheil der stetig gleichsinnigen Richtung der Verschiebung der Entstehungsfolge von Wirtel zu Wirtel, ist die regelmässige Umkehr dieser Richtung eine öfters, namentlich bei den Pflanzen aus den Familien der Oleaceen und bei den Cupressineen mit wirteliger Blattstellung regelmässig auftretende Erscheinung. Und anderweite Abweichungen von dem in der gleichen Schraubenlinie fortschreitenden Entstehungsfolge der Glieder sind geradezu Regel für die reichgliedrigen Wirtelstellungen der Staubblätter vieler Rosaceen (im weitesten Sinne), Myrtaceen, der Bartonieen, vieler Papaveraceen, sowohl was den einzelnen Wirtel an und für sich betrachtet betrifft, als auch die Verschiebung superponirter gleich- oder ungleichzähliger Wirtel gegen einander 2).

Für Salix purpurea, Fraxinus und verwandte Formen hat bereits Schimper aus der Art des nicht selten vorkommenden Auseinanderrückens der Blattpaare eines Wirtels den Schluss gezogen, dass hier regelmässig das erste Glied schon des dritten zweiblätterigen Wirtels über dem ersten Blatt des ersten stehe 3). Wenn das 1te Blatt des Wirtels *B* vom 1ten des Wirtels *A* z. B. nach rechts um $^1/_4$ des Stängelumfangs entfernt ist, wie in der schematischen Fig. 101, so steht das 1te Blatt des Wirtels *C* um $^1/_4$ des Stängelumfangs links vom 1ten Blatt des Wirtels *B*; *D1* wieder rechts von *C1*, *C1* links von *D1* u. s. f. — Die Entwickelungsgeschichte bestätigt dies vollkommen: sie zeigt in dem der Zeit nach ziemlich weit auseinander liegenden Auftreten der beiden Blätter des jeweilig jüngsten Wirtels, und in der erheblich verschiedenen Grösse der beiden Blätter jedes etwas älteren Paares die vorausgesetzte Entstehungsfolge (Fig. 102 4). Für die 3gliedrigen Wirtel, welche bei Fraxinus excelsior bisweilen vorkommen 5),

Fig. 100. Scheitelansicht des Knospenendes einer Laubachse der Sambucus racemosa. Die Blätter des zweitjüngsten Wirtels sind nahe über der Basis quer durchschnitten.

1) Vergleiche auch die sehr gründliche und genaue, bis auf die Anordnung der einzelnen Zellen eingehende Darstellung N. C. Müller's in Pringsh. Jahrb. 5, insbesondere Taf. 31. u. 32.

2) Das Gebiet, welches ich hier betrete, ist ein bisher kaum erforschtes. Ausser den Andeutungen, welche aus Payer's Organogénie de la fleur zu entnehmen sind, liegt nur die eben citirte Arbeit N. C. Müller's und meine Untersuchung der Entwickelung der vielzähnigen Blattscheiden von Equisetum limosum (vergl. Unters. 90) vor. Es ist mir dadurch die Nothwendigkeit auferlegt, auf zahlreiche Einzelnheiten einzugehen.

3) C. Schimper, über Symphytum, p. 88. — 4) N. C. Müller a. a. O. Taf. 27.

5) Ebend. Taf. 28, Fig. 15.

gilt Analoges [1]). Mit Fraxinus übereinstimmend verhalten sich Syringa vulgaris, und die Cupressineen mit wirteliger Blattstellung, sowohl die Sprossen mit zwei- als die mit dreigliedrigen Blattwirteln [2]).

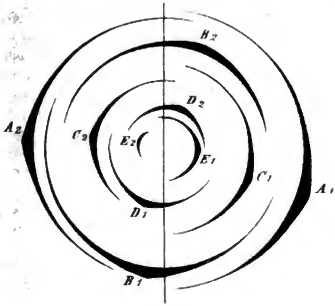


Fig. 101.

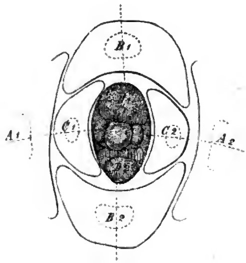


Fig. 102.

In complicirterer Weise findet sich eine wesentlich ähnliche, stetig wiederholte Umkehr der Richtung von dem ersten Blatte eines letzt zuvor aufgetretenen Wirtels seitlich zum ersten Blatte eines neu auftretenden in den Blattgebilden der Blüthen der Papaveraceen. Besonders anschaulich ist dieses Verhältniss bei den Staubblättern der Eschscholtzia californica. Die Blattgebilde der Blüthen dieser Pflanze stehen in zweigliedrigen Wirteln. Die beiden ersten Staubblattwirtel alterniren entweder mit den vier Kronenblättern, oder der erste ist dem älteren Kronenblattpaare opponirt. In einem wie im anderen Falle (der erstere ist der häufigere) entstehen die übrigen Staubblätter in vom ersten Wirtel aus seitwärts fortschreitender Aufeinanderfolge, die vorhandenen Lücken zwischen den zwei oder vier ersten Staubblättern ausfüllend, so dass 12gliedrige einander opponirte Wirtel gebildet werden (Fig. 103, 104). — Bei Glaucium luteum, in dessen Blüthen eine grosse Zahl von Staubblättern nach den 4, wie bei anderen Papaveraceen zur Hälfte mit den Kelchblättern alternirenden, zur Hälfte ihnen opponirten Kronenblättern sich bildet, kommen nicht nur zwei, sondern drei verschiedene Entstehungsfolgen der Staubblätter vor. Entweder

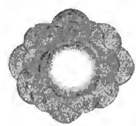


Fig. 103.

Fig. 102. Querdurchschnitt einer Blattknospe des Fraxinus excelsior zu Wintersausgang. Die Blattpaare sind in der nämlichen Weise beziffert, wie die des Dianthus Caryophyllus in der Fig. 99. Fig. 101 Schema dieses Stellungsverhältnisses.

Fig. 103. Scheitel einer sehr jungen Blüthenknospe der Eschscholtzia california, welche dicht über der Insertion der Kronenblätter durchschnitten wurde. Die beiden ersten Staubblattpaare, mit 1 und 2 bezeichnet, alternirten mit den Kronenblättern. An der rechten Seite der Figur steht das erste Blatt des Wirtels 1, unten an derselben das 1te des Wirtels 2. Die beiden nächsten Paare sind mit 3, die beiden nächstfolgenden mit 4 beziffert. Das Paar 5 ist 1, 6 dem Paar 2 superponirt. Dass die ersten Blätter der Wirtel 2 und folgende wechselnd links und rechts vom ersten Blatt des Wirtels 1 liegen, ist aus der Untersuchung zahlreicher jüngerer Entwickelungszustände erschlossen.

1) Die Wirtel sind auch bei dieser zweiten Form der Decussation hier nicht genau einander superponirt, die Längszeilen der Blätter sind etwas schräg, was ebenfalls im § 11 seine Erklärung erhalten wird. — 2) Abbildungen hiervon siehe in § 11 und 23.

zeigen sich die ersten Staubblätter als viergliedriger Wirtel, mit den Petalen alternirend, und es entspricht dann der weitere Entwickelungsgang der Staubblätter zunächst dem bei Eschscholtzia gewöhnlicheren Falle; nur wird nach Anlegung eines äussersten 12gliedrigen zusammengesetzten Wirtels ein mit diesem alternirender von gleicher Gliederzahl gebildet (Fig. 105 *b*). Oder es treten in den Lücken zwischen den Petalen Staubblattpaare auf, einen achtgliedrigen Wirtel bildend; von den Blattpaaren dieses Wirtels aus schreitet die Anlegung von Staubblättern seitlich fort, so dass 24gliedrige zusammengesetzte Wirtel gebildet werden. Oder endlich es erscheinen die ersten Staubblätter paarweise vor den Mittellinien der vier Kronenblätter, zunächst vor denen des äusseren, dann vor denen

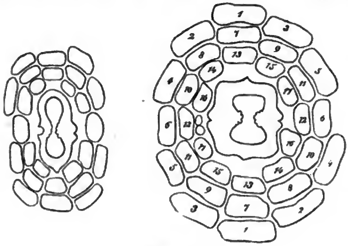


Fig. 104.

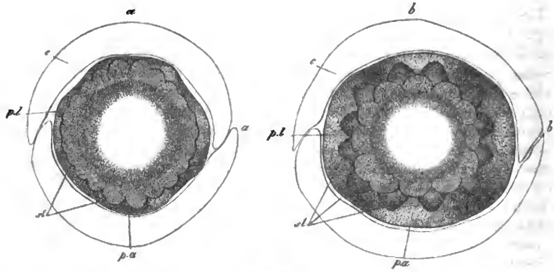


Fig. 105.

des inneren Paares (Fig. 105 *a*); der weitere Entwickelungsgang ist dem des zweiten Falles analog. Dem Letzteren im Wesentlichen ähnlich ist der Hergang bei Chelidonium[1]). Bei den Arten von Papaver, in deren Blüthen die Blattgebilde in dreigliedrigen, gegen einander verschobenen Wirteln stehen, wie Papaver somniferum, bracteatum, orientale, erscheinen die

Fig. 104. Zwei Querdurchschnitte, nahe über dem Grunde weiter entwickelter Blüthenknospen der Eschscholtzia californica geführt. Kronenblätter und Kelchröhre sind in der Zeichnung weggelassen. Die Durchschnitte der Filamente in der Figur rechts sind mit den Ziffern bezeichnet, welche dem Alter ihrer Wirtel zukommen; in der Figur links ist das 1te Blatt des 1ten Wirtels links, das 1te des 2ten rechts unten, u. s. f.

Fig. 105. Zwei Blüthenknospen des Glaucium luteum, nach Querdurchschneidung der Kelchblätter (*c*) dicht über dem Scheitel der Blüthenachse von oben gesehen. *p. a.* ist das vordere, *p. l.* eines der seitlichen Kronenblätter: *st* Stamina; in Fig. *a*, der jüngeren nach dem dritten Typus gebauten Knospe, sind deren erst die 24 des äusseren Wirtels angelegt. In Fig. *b* sind ausser den (nur 12) des äussersten auch alle 12 des zweiten Wirtels über die Aussenfläche der Blüthenachse hervorgetreten. Die zwischen den Petalen stehenden Stamina des äusseren Kreises sind die ältesten.

1) Payer, Organogénie, Taf. 45.

ersten Staubblätter in den Interstitien der 6 Kronenblätter; und von da schreitet die Anlegung von Staubblättern gegen die sechs Längsstreifen der Blüthenachse über der Mittellinie jedes Petalum vor. Nachdem so ein erster, vielzähliger (bei Pap. somniferum 15—30zähliger) Staubblattwirtel gebildet ist, entsteht mit ihm alternirend ein zweiter gleichzähliger, und so fort in steter Alternation bis zur Erreichung der Vollzahl der Stamina. Dass das Hervortreten auch dieser späteren Wirtel nicht für alle Glieder derselben gleichzeitig erfolgt, ergiebt sich deutlich daraus, dass der Wirtel der Fruchtblätter stets ein niedrigeres Multiplum der Zahl 3 ist, als einer der zusammengesetzten Staubblattwirtel. — Dass auch bei Glaucium, Chelidonium und Papaver, selbst wenn die Zeitdifferenz zwischen dem Hervorsprossen der verschiedenen Glieder eines zwei- oder dreizähligen Wirtels verschwindend gering ist, doch die seitliche Abweichung der consecutiven Wirtel von den letzt zuvor entstandenen stetig zwischen rechts und links wechselt, ergiebt sich aus dem Vorschreiten der Staubblattbildung im Umfange der Blüthenachse, von bestimmten (2—6) Punkten aus nach einander entgegengesetzten Richtungen.

Bei den meisten Rosaceen, deren Staubblattzahl ein Multiplum der Zahl der Kelch- und Corollenblätter ist, treten die zuerst sich bildenden Stamina paarweise auf[1]: neben jedem Seitenrande eines Petalum je eines, in der Art, dass die Mediane jedes Staubblatts zwischen denen des nächsten Kelch- und Kronenblattes steht, und zwar näher nach der letzteren hin. Das Hervortreten dieser ersten Staubblätter über der Fläche der Blüthenachse fällt ungefähr zusammen mit dem Beginn der, auf überwiegendem Dickenwachsthum beruhenden Umgestaltung eines Gürtels dieser Achse zur Becherform: es eilt diesem Hohlwerden etwas voraus bei Rubus, es folgt demselben bei Rosa; bei Geum, Potentilla geschehen beide Vorgänge gleichzeitig. Die 10 beziehendlich 8 Blätter erscheinen beinahe gleichzeitig. Nur selten trifft man Knospen an, in denen (bei Pentamerie der Blüthe) nur 9 oder 8 Stamina erst angelegt wären; und wo eine derartige Ungleichzeitigkeit der Entwickelung vorkommt, zeigt sie keine constanten Beziehungen zum Verlaufe der Kelch- oder Corollen-Spirale. So fehlt z. B. in der Fig. 106 abgebildeten jungen Blüthenknospe von Rubus Idaeus neben dem vierten Kronenblatte ein Staubblatt, während jederseits neben dem fünften eines sich vorfindet. Nach diesem ersten, zehngliedrigen Wirtel werden weiter nach Innen, auf der Böschung der Aushöhlung der Blüthenachse tiefer stehende Wirtel gebildet; bei verschiedenen Formen in verschiedener Reihenfolge. Die Orte ihres Auftretens fallen zusammen mit den Regionen der becherförmigen Aushöhlung der Blüthenachse, innerhalb deren in dem nächstvorhergegangenen Zeitabschnitte das intensivste transversale Wachsthum, die beträchtlichste Erweiterung statt gefunden hat. Bei den meisten hieher gehörigen Formen eilen die Streifen der hohlen Blüthenachse, welche von der Mittelgegend der Kelchblätter nach einwärts und abwärts verlaufen, den mit ihnen alternirenden analogen Streifen unterhalb der Einfügung der Corollenblätter voraus: die Insertionsstreifen

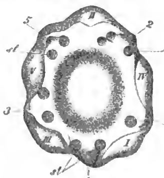


Fig. 106.

Fig. 106. Scheitelansicht der Knospe einer Terminalblüthe der Inflorescenz von Rubus Idaeus, im Herbst vor der Blüthezeit. Die Kelchblätter sind ihrer Entstehungsfolge gemäss durch römische, die Kronenblätter durch arabische Ziffern bezeichnet. *st* sind die Anlagen von Staubblättern; vor dem Kronenblatt 2 ist eines des 2ten Wirtels bereits gebildet.

---

1) Ausnahmen bieten Agrimonia und Poterium dar, deren erster Staubblatt-Wirtel den Kelch- (beziehendlich Perigonial-) blättern gleichzählig ist. Bei diesen Formen ist der nächst folgende Wirtel aus Staubblatt-Paaren gebildet, deren jedes zu einem der Staubblätter des äusseren Wirtels das nämliche Stellungsverhältniss einhält, wie bei den übrigen polyandrischen Rosaceen die Paare des äussersten Staubblatt-Wirtels zu den Kronenblättern: vergl. Payer, Organogénie, Taf. 101, Fig. 21—24; Dickson, in Transact. botanical soc. Edinburgh, 8, Taf. 33, Fig. 4, 6.

der Kelchblätter verbreitern sich viel bedeutender, als die der Petala. So werden denn zunächst vor den Kelchblättern neue Stamina eingeschaltet. In den einfachsten Fällen (Potentilla, Fragaria, Pyrus, Spiraea) ein fünfgliedriger Wirtel, dessen Glieder vor den Medianen des Sepala stehen. Erst nach dem Auftreten dieses sprosst ein letzter, fünfgliedriger Staubblattwirtel vor den Medianen der inzwischen in ihrer Insertion auch verbreiterten Corallenblätter hervor, und damit ist die Vollzahl von 20 Staubblättern erreicht. Nur bei besonders kräftigen Formen von Potentilla und Fragaria wird noch ein weiterer 10gliedriger Staubblattwirtel angelegt, dessen Glieder in die Interstitien der zu dreien vor jedem Kelchblatt stehenden Staubblätter fallen, aber in der Regel nicht vollständig, meist nur in einer Hälfte der Blüthe (Fig. 107). In den complicirteren Fällen werden auch vor den Kronenblättern, näher nach deren Mittellinien hin, zunächst Paare von Staubblättern angelegt. Die drei gemeinen deutschen Arten der Gattung Rubus zeigen anschaulich eine gradweise Steigerung der hier einschlagenden Verhältnisse. Rubus caesius legt, nach Bildung des ersten 10gliedrigen Wirtels, vor der Mittellinie jedes Kelchblatts ein Stamen, vor jedem Petalum ein Paar von Staubblättern an. Fünfundzwanzig Stamina bilden einen äusseren Kreis von Staubblättern. Darauf wird rechts und links von der Mediane jedes Sepalum ein Staubblatt gebildet. Ein zehngliedriger Wirtel erscheint an den äussersten fünfundzwanziggliedrigen in der Art angeschlossen, dass in die Interstitien der vor den Kelchblättern stehenden je drei Staubblätter zwei Stamina eingeschoben sind. Demnächst entsteht vor der Mittellinie jedes Corollenblatts ein Stamen: ein weiterer fünfzähliger Wirtel, der mit dem zuvor entstandenen einen 15gliedrigen zusammengesetzten Wirtel bildet. Die Glieder dieses Wirtels stehen vor den Interstitien derer des 25gliedrigen äussersten, mit Ausnahme der engen Räume zwischen den Staubblättern neben und vor den Corollenblättern. Auf diesen Wirtel folgt ein 25gliedriger, dessen Glieder denen des äussersten opponirt sind, diesem wieder ein 15gliedriger, dessen Blätter über denen des zweiten stehen, und auf diesen als letzter noch ein 25gliedriger Wirtel, der wiederum dem äussersten opponirt ist (Fig. 108, 109).— Bei Rubus Idaeus ist das transversale Wachsthum der Kelchblatt-Einfügungen

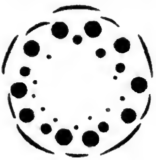


Fig. 107.

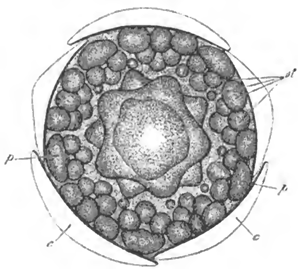


Fig. 108.

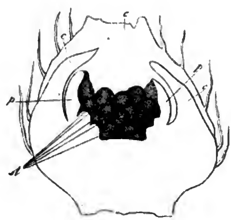


Fig. 109.

Fig. 107. Grundriss von Kelch, Corolle und Staubblattern einer Bluthe der Potentilla recta. Die Stellung der Staubblätter ist durch schwarze Kreise angegeben, deren Grösse die Zeit des Auftretens andeutet. Die Glieder des innersten Wirtels sind, nur zur Hälfte (in der vorderen Hälfte der achselständigen Blume) ausgebildet.

Fig. 108. Terminale Blüthenknospe einer Inflorescenz des Rubus caesius, Ende März vor der Blüthe dicht über der Einfügung der Kelchblätter (und dicht unter dem Grunde der Höhlung der Blüthenachse) quer durchschnitten, und nach Herstellung der Diaphaneïtät durch

nach Anlegung des ersten 10zahligen Staubblattwirtels noch beträchtlicher. Hier wird zwischen die Paare dieses Wirtels nicht nur ein, vor der Mediane des Kelchblatts stehendes Stamen eingeschaltet, sondern ein Paar von Staubblättern, welche rechts und links vor der Mediane des Kelchblatts stehen. Dann folgt das Hervorsprossen der vor den Corollenblattern stehenden Staubblattpaare (Fig. 110), und darauf (nach neuem transversalen Wachsthum der

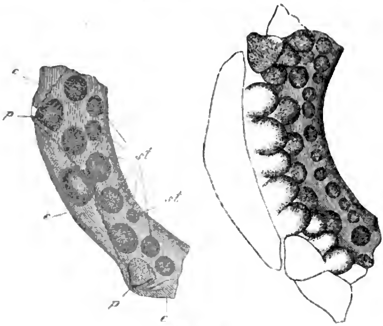


Fig. 110.

vor den Medianen der Kelchblatter gelegenen Regionen der Bluthenachse) die Einschaltung eines fünften genau vor der Mitte eines Kelchblatts stehenden Stamen in die Mitte jeder der, zwischen zwei Kronenblättern stehenden Gruppen von Staubblättern. Es bildet sich ein 35zähliger äusserster zusammengesetzter Wirtel von Staubblättern. Aber häufig wird noch vor Herstellung des für die vor den Medianen der Kelchblätter stehenden Stamina nöthigen Raumes die Anlegung eines zweiten, inneren 25zähligen zusammengesetzten Wirtels begonnen, dessen Glieder mit denen des äussersten alterniren; nur dass, analog dem Vorgange bei Rubus caesius, vor dem Interstitium zwischen den Staubblättern des vor den Corollenblättern stehen-

successive Behandlung mit Kalilauge, Wasser und Glycerin gezeichnet; *c* sind die Kelch-, *p* die (intacten, vom Schnitt nicht getroffenen) Corollenblätter, *st* sind die Stamina, deren innerster, jüngster, noch unvollständiger 10zähliger Wirtel auf dem Grunde der becherförmigen Aushöhlung der Blüthenachse steht. Im Centrum der Blume erhebt sich das Ende ihrer Achse halbkugelig, und trägt zwei ausgebildete, und einen erst unvollständig ausgebildeten der fünfzähligen, um $^1/_2$ einer seitlichen Interfoliardistanz gegen einander verschobenen Wirtel von Fruchtblättern, deren Anlagen als stumpfe Wärzchen erscheinen. (An kräftigeren Blüthen sind die fünfgliedrigen Fruchtblattwirtel nur um $^1/_3$ einer Interfoliardistanz gegenseitig verschoben.

Fig. 109. Ein Viertheil einer längs durchschnittenen solchen Knospe, nach gleicher Behandlung von innen gesehen. Der Schnitt hat das 2te und 1te Kelchblatt gestreift, das 4te und 1te Kronenblatt getroffen; das 4te Kelchblatt (dessen lang vorgezogene Spitze in der Zeichnung weggelassen ist) sieht man von der Vorderfläche. Bedeutung der Buchstaben die gleiche, wie in Fig. 108; ebenso in den folgenden Abbildungen.

Fig. 110. Theil des, zur Blüthenachse etwas geneigt geführten, Querdurchschnitts einer seitlichen Blüthenknospe des Rubus Idaeus, Mitte März vor der Blüthe. Der Schnitt traf den Grund der becherförmigen Höhlung der Blüthenachse, diese von dem Achsenende abtrennend. Fig. rechts. Aehnliches Präparat aus einer (weiter entwickelten) terminalen Knospe desselben Rubus zu gleicher Zeit. Man erkennt das Vorhandensein alternirender 35 und 25gliedriger zusammengesetzter Wirtel von Staubblättern.

den Paares und ihrer nächsten Nachbarn, median vor dem Petalum, kein Blatt gebildet wird. (Das Staubblatt *st'* der Fig. 110 ist ein Glied dieses Wirtels.) Fortan nimmt die Zahl der Staubblätter durch Bildung weiterer alternirender Wirtel zu, die wechselnd 35- und 25gliedrig sind. — Rubus fruticosus L. (polymorphus Flor. Frib. mit Ausschluss von R. caesius) verhält sich ähnlich, nur steigt die Zahl der Glieder des äussersten Wirtels, durch Einschaltung eines Doppelpaars von Gliedern zwischen die primären Paare, auf 45, und es wechseln 45- und 35zählige alternirende Wirtel mit einander ab[1]).

Ganz anders ist der Verlauf bei Rosa, obwohl das Endergebniss ein Stellungsverhältniss ist, welches von dem des Rubus Idaeus um wenig differirt. Die Petala werden bei Rosa als relativ breite, platte Gewebmassen angelegt. Die ersten fünf Staubblattpaare treten vor den

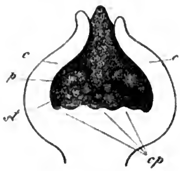


Fig. 111.



Fig. 112.

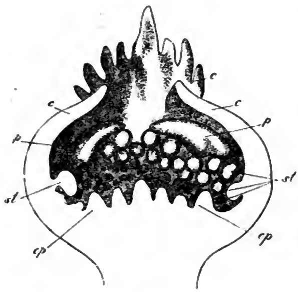


Fig. 113.

Seitenrändern der Petala auf, nicht neben ihnen. Ein zweites Staubblattpaar wird vor jedem der rasch in die Breite wachsenden Kronenblätter zwischen das erste eingeschaltet (Fig. 111). Dann erhebt sich vor der Mediane jedes Kelchblatts, etwas von dem ersten Staubblattpaare nach Innen, e i n Staubblatt (Fig. 111), und bald darauf zeigt sich ein Staubblatt vor der Mediane jedes der, in ihrer Mittelgegend inzwischen noch erheblich verbreiterten Kronenblätter (Fig. 112). So ist ein 30gliedriger äusserer Staubblattkreis gebildet. Vor den Interstitien der Glieder desselben entstehen Staubblätter eines zweiten zusammengesetzten Wirtels, mit Ausnahme der Räume zwischen dem vor der Mittellinie von Kelchblättern stehenden Staubblatte und seinen beiden seitlichen Nachbarn (Fig. 113). Es folgt somit auf den 30gliedri-

Figg. 111, 112, 113. Seitenstücke längs durchschnittener terminaler Blüthenknospen der Rosa canina, Anfang Aprils; der Reihenfolge der Entwickelung entsprechend geordnet. In Fig. 112 sieht man ein Kronenblatt von der Vorderfläche; in den übrigen eines der Kelchblätter, unter und neben dem rechts und links je eines der einwärts gekrümmten Kronenblätter teht. — *st* Staubblätter, *cp* Karpelle, *p* Kronen-, *c* Kelchblätter.

---

1) Vergl. die Abbildung Payer's, Organogénie, Taf. 101, Fig. 4 (sie ist gar zu winzig ausgeführt, aber wie die Abbildungen dieses Buches im Allgemeinen, völlig correct). Grundriss der Blume bei Dickson a. a. O. Taf. 33, Fig. 8.

gen Wirtel ein 20gliedriger. Hierauf bildet sich ein 30gliedriger Wirtel, dessen Glieder denen des ersten opponirt sind, dann ein 20gliedriger, dessen Blätter vor denen des zweiten stehen; endlich zum Schlusse noch ein 30gliedriger Wirtel, dem ersten und dritten gleich gestellt [1]).

Die Entwickelungsfolge der Staubblätter von Callistemon stimmt im Wesentlichen mit derjenigen der Rosaceen überein. Nur fehlen die vor den Medianen der Kelchblätter stehenden Staubblätter. Andere Myrtaceen (Calothamnus, Melaleuca) besitzen zusammengesetzte Staubblätter. Myrtus, Punica, Eucalyptus [2]) zeigen Verhältnisse, die als Uebergang von der einen zur anderen Bildung aufgefasst werden können (vergl. § 17, Verwachsung).

Bei Anlegung eines Blattwirtel eines Equisetum wird ziemlich weit unterhalb des Scheitels der wachsenden, konischen Stängelspitze eine ringwallförmige Wulst von Zellgewebe aus dem Stängel hervorgetrieben. Der Ringwall, vorerst gleichhoch, umgiebt wie eine Krause das Stängelende. Aus seinem freien Rande erheben sich, in Folge örtlicher Steigerung des Wachsthums, zahnförmige Hervorragungen in bestimmter Anzahl und in unter sich ziemlich gleichen

---

1) Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die von den Begründern der Blattstellunglehre versuchte Deutung der Staubblattstellung von Rosaceen: »drei 5gliedrige Wirtel, unter $^1/_{15}$ Div. »gestellt, wobei der Uebergang von einem Wirtel zum andern durch $^2/_5 - ^1/_{15} = ^5/_{15}$ geschieht, »bilden die 15 äusseren Staubfäden der meisten Spiraeen, Potentillen und Pomaceen« (A. Braun a. a. O. p. 381), — dass diese (muthmaasslich auf Verstäubungsfolge der Antheren begründete) Deutung nicht zutrifft. — Dagegen liegt die Auffassung der Staubblattkreise der Rosaceen und Bartonieen als eines oder zweier Wirtel zusammengesetzter Staubblätter (nach Art derer der Malvaceen, Tiliaceen, Hypericineen u. s. w.) um so verlockender nahe, als Stamina composita unzweifelhaft bei den den Bartonieen nahe verwandten ächten Loaseen (bei Cajophora), und auch bei gewissen Formen der den Rosaceen nahe stehenden Myrtaceen (den Melaleucen Calothamnus) vorkommen. Zwar ist diejenige Form dieser Auffassung unzulässig, welche Dickson (Transact. Bot. soc. Edinb. 8) versuchte: hier seien zusammengesetzte Staubblätter vorhanden, deren Abschnitte in absteigender Folge von der Spitze zur Basis sich entwickelten. An der Böschung der Aushöhlung der Blüthenachse ist der morphologische Apex factisch unten, und es ist selbstverständlich, dass die Staubblätter der Bartonieen, Rosaceen und Myrtaceen in aufsteigender Folge entstehen. Es müsste supponirt werden, dass die zusammengesetzten Stamina an der Achse hinauflaufen. Diese Vorstellung hat nichts widersinniges; sie ist unerlässlich für die Deutung des Verhältnisses der Placenten unterständiger Fruchtknoten zu den Karpellen. Auch das Vorhandensein von 3, 4 und mehr Längsreihen von Abschnitten, die aus der Rückenfläche jedes Einzelblattes hervortreten, wäre kein Hinderniss. Dergleichen kommt vor bei den zweifellos von zusammengesetzten Staubblättern gebildeten Phalangien der Stamina von Hypericum, Sparmannia, Mesembryanthemum u. A. Auch der Umstand spricht nicht entscheidend gegen ihre Anwendung, dass bei den Bartonieen, Rosaceen und Myrtaceen die Staubblätter eines Wirtels denen eines anderen opponirt sind; dass im Allgemeinen die Wirtelglieder alterniren, und dass z. B. bei Rosa und Rubus vor der Mediane jedes Kelch- und Kronenblattes ein Staubblatt des 1ten, 3ten und 5ten zusammengesetzten Wirtels steht. Denn Abschnitte zusammengesetzter Staubblätter können auch median stehen, und eine mediane Längsreihe auf der Rückenfläche des zusammengesetzten Staubblatts bilden: Sparmannia, Hypericum, Mesembryanthemum (vergl. Payer, Organogénie, Taf. 1, 5, 80). Entscheidend gegen die Wahrscheinlichkeit einer solchen Deutung erscheint mir aber der Umstand, dass es bei Rosaceen, Bartonieen, Punica und Eucalyptus nicht möglich ist, die einzelnen Staubblattgruppen seitlich von einander abzugränzen. Nähme man z. B. an, es seien 5, mit den Kronenblättern alternirende zusammengesetzte Staubblätter vorhanden, so lassen sich die 5 Staubblattreihen, welche vor den Medianen der Petala stehen, keiner der fünf Gruppen zutheilen. Sie müssten je zweien der Stamina composita angehören, und diese Vorstellung ist widersinnig: oder sie müssten linear hinter einander entwickelte Abschnitte eines zusammengesetzten Blattes sein; — solche zusammengesetzte Blätter kommen aber nirgend in der Natur vor.

2) Vergl. Payer, Organogénie, Taf. 98.

seitlichen Abständen, und in Alternation mit den ähnlichen Hervorragungen des nächst unteren, nächst älteren Wirtels: die zuerst auftretenden Blätter des Wirtels. Bei schmächtigen Sprossen sind deren 3—4, an kräftigeren meist 7. An stärkeren Sprossen mehrt sich die Zahl der Blätter, indem zwischen die bereits vorhandenen neue eingeschaltet werden. Einige Zeit nach Anlegung des 7gliedrigen Wirtels wächst ein Paar der zahnförmigen Hervorragungen und das Interstitium zwischen ihnen stärker in die Breite, als die übrigen; in dem verbreiterten Interstitium tritt ein neues Blatt über den freien Rand der zur Scheide werdenden Krause [1]. Die Einschaltungen correspondiren in den einander folgenden Wirteln, so dass die Alternation der Glieder der einander superponirten Wirtel erhalten bleibt. Legt man durch die Stellen, an welchen in einem Querdurchschnitte einer Stängelknospe die Einschaltung neuer Wirtelglieder sichtbar wird, zur Stängelachse radiale Linien, so theilen diese den Querschnitt der Knospe in drei Segmente, die bald gleiche Grösse haben, bald zu zweien gleichgross sind, während das dritte kleiner ist (so in Fig. 114). Die Casuarinen mit vielzähligen Blattwirteln, wie Casuarina pumila, vermehren die Zahl der Wirtelglieder ebenfalls durch Einschaltung neuer zwischen die bereits vorhandenen (Fig. 115). Die Arten mit nur sechsgliedrigen Wirteln, wie C. stricta, bilden alle sechs Glieder eines Wirtels simultan.

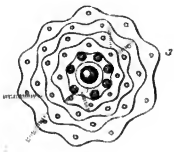


Fig. 114.

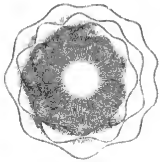


Fig. 115.

Alle der Beobachtung zugänglichen Erscheinungen des Hervorsprossens neuer Seitenachsen oder Blätter aus der Aussenfläche des Vegetationspunktes eines Stängels weisen darauf hin, dass die neuen Wachsthumsrichtungen, deren Auftreten die Seitenachsen oder Blätter in die Erscheinung ruft, nur periodisch sich geltend machen; der Art, dass im Endstück der Stängelachse während der Pause zwischen dem Erscheinen zweier consecutiver seitlicher Bildungen das Längen- und das Dickenwachsthum ein bestimmtes Gleichgewichtsverhältniss einhalten; dass aber bei Anlegung einer Seitenachse und eines Blattes unterhalb der Stängelspitze plötzlich

Fig. 114. Querdurchschnitt der Endknospe eines vegetativen Sprosses des Equisetum limosum. Im Centrum der Figur das konische Achsenende, umgeben von der ringwallförmigen Anlage des ersten Blattquirls. Der nächstäussere Wirtel hat 7 Blätter gebildet; der 3te 8, von denen 6 in Blattinterstitien des 4ten fallen, und 2 vor einem solchen Interstitium stehen. Die 8 Blätter des 4ten Wirtels alterniren mit denen des 3ten. Der 5te Wirtel hat 9 Blätter, von denen 2 vor einem Blattinterstitium des 4ten stehen. Dieses Interstitium liegt von demjenigen des 2ten Wirtels, in das 2 Blätter des 3ten fallen, um etwas über ein Drittel des Stängelumfangs entfernt. Dasselbe Lagenverhältniss zu einander halten die Interstitien des 6ten und 5ten Wirtels ein, vor denen je 2 Blätter des nächstäusseren stehen. Die vor einem Interstitium des nächst inneren Wirtels stehenden Blätterpaare sind durch Schattenstreifen bezeichnet.

Fig. 115. Scheitelansicht der Endknospe eines vegetativen Sprosses einer (der C. pumila ähnlichen) unbestimmten Casuarina. Der Blattwirtel zunächst am nackten Achsenende besteht aus 9 Gliedern: der zweite ebenfalls aus 9, welche mit jenen alterniren; der dritte aus 10, von denen 8 mit 8 des zweiten alterniren; 2 aber in das 9te Blatt-Interstitium des 2ten Wirtels fallen.

1) Hofmeister, vergl. Unters. 90. Das Auftreten neuer Blätter ist dort als Gabelung der zuvor verbreiterten Zähne, der ganze Blattquirl als einziges vielzähniges Blatt aufgefasst; eine Deutung die ich nach Untersuchung der Entwickelung der analogen Bildungen bei Casuarina nicht mehr für zutreffend halte.

eine Steigerung des Wachsthums in einer von der Achse des Stängels spitzwinklig oder rechtwinklig divergirenden Richtung auftritt (bei simultaner Wirtelbildung in mehreren solchen Richtungen), welche von zu ihrer Hauptrichtung transversalem Wachsthume begleitet wird. Die Hauptrichtung des Wachsens des neuen Blattes oder Zweiges liegt in einer zur Stängelachse radialen Ebene. Ihr zu dieser Richtung transversales Wachsthum ist entweder nach allen Radien gleichmässig, oder (was für Blätter die Regel, für Seitenachsen die Ausnahme ist) in der Direction zweier einander gegenüber stehenden Radien bevorzugt. Diese bevorzugte Richtung, dieses Breitenwachsthum liegt — beinahe ausnahmslos — in einer Ebene, welche senkrecht ist auf der Längsrichtung der seitlichen Bildung und auf einer durch diese und die Achse des Hauptstängels gelegten Ebene. Die Verbreiterung der seitlichen Sprossung erfolgt, auf die tragende Achse bezogen, in transversaler Richtung; diese Achse aufrecht gedacht, in horizontaler Richtung. Wo jene Verbreiterung in zum Stängel tangentalschiefer Richtung geschieht, da wird dies nachweislich durch die Einwirkung äusserer Agentien, insbesondere der Schwerkraft veranlasst (§ 23), und es sind dann die tangentalschiefen Insertionsstreifen der seitlichen Bildungen in der einen Längshälfte des Stängels entgegengesetzt zu denen der anderen Längshälfte geneigt; sie bilden nicht Theile einer den Stängel in stetigem Verlaufe umkreisenden Schraubenlinie.

Der Gründer der Lehre von den Stellungsverhältnissen der seitlichen Bildungen der Pflanzen ging von der Annahme, als von einem Axiom, aus, dass die Entstehungsfolge dieser Bildungen durchweges eine an der Hauptachse schraubenlinig emporsteigende sei. In den Schriften Schimper's und in denen seiner Nachfolger ist wiederholt und mit äusserster Schärfe die Vorstellung ausgesprochen worden, die Massenzunahme der Stängel schreite überhaupt in schraubenliniger Richtung vor; die Bildung von Blättern sei eine örtliche Steigerung dieses Wachsthums, ein höherer Wogenschlag der gestaltenden Thätigkeit; daher die schraubenlinige Succession der Blätter. Das Vorkommen der Umkehr der Windung dieser schraubenlinigen Wachsthumsrichtung an einer und derselben Achse, selbst ihre Umkehr von Blatt zu Blatt mancher Stängel, z. B. der Gräser, wurde zugegeben; ihre Existenz aber wurde als ausser Frage stehend betrachtet. Wirtelbildungen wurden als Niederdrückung des Grundwendels eines schraubenlinigen Stellungsverhältnisses zur Spirale aufgefasst; die Verschiebung superponirter Wirtel gegeneinander als eine Aenderung des Maasses der Divergenz des in gleicher Richtung fortgehenden oder sich umwendenden Grundwendels gedeutet; die Wendung der Grundspirale wurde aus den der Entstehung der Blätter nachträglich folgenden Erscheinungen des Breitenwachsthums erschlossen: aus der Deckung der Blätter in der Knospe, aus der Rollung derselben. So kam Schimper zu dem Schlusse, der lange Weg der Blattstellung, die Verkettung der grossen Divergenzen eines continuirlichen Blattstellungsverhältnisses sei der von der Natur beim Aufbau des Pflanzenkörpers eingehaltene Weg [1]), und daraus floss eine Bezeichnungsweise der Divergenzen, ihrer Aenderungen bei Verschiebungen (bei denen die Verkleinerung der Divergenz, — beispielsweise vom letzten Gliede eines Wirtels zum ersten Gliede eines mit ihm alternirenden Wirtels um die Hälfte einer Interfoliardistanz, — als ein Zusatz zum langen Wege der Blattstellung, als Prosenthese behan-

1) Schimper, Ueber Symphytum, p. 77.

delt wird), die durch den Mangel an Anschaulichkeit den Lernenden fast regelmässig die Lust verdirbt.

Die Stellungsverhältnisse, bei denen gleiche Richtungen der Divergenzen eingehalten werden, gestatten die Beziehung des ganzen Verhältnisses auf einen Grundwendel, aber sie fordern diese Beziehung nicht. Die Anordnung der Zellen in den blätterbildenden Vegetationspunkten mehrzelliger Gewächse macht ebenso wenig die Unterstellung eines schraubenlinigen Ganges des Wachsthums nöthig. Die transversalen Seitenwandungen der Zellen der Aussenfläche der Stängelvegetationspunkte z. B. dreizeilig beblätterter Moose, oder sechszeilig beblätterter Equiseten sind sämmtlich zur Stängelachse senkrecht (Fig. 116). Wo tangentalschiefe Richtung dieser Wände vorkommt, hat sie augenscheinlich ihren Grund in einer, von den Basen der raschest wachsenden jüngeren Blätter auf das weiche Gewebe des Vegetationspunkts geübten Zerrung. Wo die Richtung der Divergenz von Blatt zu Blatt, von Wirtel zu Wirtel wechselt, da ist die Schimper'sche Vorstellung nur unter Anwendung der überkünstlichen Hülfshypothese häufiger Umkehrung des Grundwendels durchführbar. Auf die Aufeinanderfolge von Wirteln von abwechselnd differenter Gliederzahl, wie sie bei den Staubblättern von Rubus und Rosa vorkommt, lässt sie sich kaum noch anwenden. Und völlig unmöglich wird sie in Bezug auf die von einer Kante der Achse aus zweiseitig vorschreitende Blattbildung (Blüthen von Begonien, Papilionaceen, Cruciferen, Papaveraceen); auf die Einschaltung neuer Wirtel von Blättern in den Gürtel des Stängels unterhalb bereits gebildeter Wirtel (S. 465 ff.); auf die Einfügung neuer Blätter zwischen die Glieder eines schon vorhandenen Blattwirtels (Equiseten und Casuarinen).

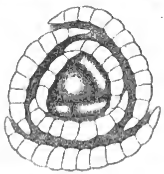


Fig. 116.

Die Vorstellung vom schraubenlinigen oder spiraligen Gange der Entwickelung seitlicher Sprossungen der Pflanzen ist nicht blos eine unzweckmässige Hypothese; sie ist ein Irrthum. Ihre rückhaltslose Aufgebung ist die erste Bedingung zur Erlangung eines Einblicks in die nächsten Ursachen der Verschiedenheiten der Stellungsverhältnisse im Pflanzenreiche. Es ist ein nicht gering anzuschlagender Nebenvortheil dieser Aufgebung, dass mit ihr eine Reihe von Ausdrücken und Formeln hinfällig wird, deren Schwerverständlichkeit und Unbequemlichkeit mehr als drei Jahrzehende lang das Haupthinderniss der gedeihlichen Entwickelung eines der Hauptzweige der Morphologie gewesen ist.

§ 11.

Nächste Bedingungen der Grösse der Divergenzen seitlicher Sprossungen einer Achse.

Es ist eine durchgreifende Erfahrung, dass neue Blätter (oder Seitenachsen) an denjenigen Orten über den Umfang des im Zustande des Vegetationspunktes

Fig. 116. Scheitelansicht des Stängelendes des Mooses Fontinalis antipyretica. Sechs der dreizeiligen Blätter sind quer durchschnitten. In Mitte der drei jüngsten die Scheitelzelle des Stängels mit 2 von ihr abgeschiedenen Segmentzellen (nach einer Zeichnung N. C. Müller's).

befindlichen Stängelendes (oder Stängelgürtels) hervortreten, welche am weitesten von den Seitenrändern der Basen der nächst benachbarten, bereits vorhandenen Blätter entfernt sind. Diese Regel erleidet nur drei Reihen von Ausnahmen: die erste bei der einseitigen Förderung der Entwickelung, wie sie in dem Beginne der Blattbildung an der einen Kante einer Achse, dem Fortschreiten des Hervortretens von Blättern nach der entgegengesetzten Kante hin in den Blüthenknospen von Begonien, Resedaceen und Papilionaceen auftritt (S. 463); eine Förderung, welche ihren Grund in hoher Empfindlichkeit der betreffenden Achsen gegen die Einwirkung äusserer Einflüsse, insbesondere der Schwerkraft, haben mag (§ 23). Zweitens bei ausserordentlicher Beschleunigung der Entwickelung zahlreicher Blattgebilde, welche beinahe simultan im ganzen Umfange einer nicht ganz schmalen Zone des Stängels erfolgt, — eine Beschleunigung, vermöge deren der Entstehungsort der Glieder eines Wirtels nicht durch die Einfügungsstellen der nur ganz kurz vor ihnen entstandenen Glieder desselben und der allernächsten Wirtel geregelt erscheint, sondern durch die Stellungsverhältnisse des nächst vorausgehenden Wirtels, dessen Glieder schon einen höheren Grad der Ausbildung erlangt haben. So bei der Anlegung über einander stehender Wirtel der Kronen- und Staubblätter der Primeln, bei der Entwickelung der Staubblätter der Papaveraceen, welche an zweien oder dreien, um $^1/_2$ oder $^1/_3$ des Achsenumfangs von einander entfernten Punkten anhebt und seitwärts fortschreitet (S. 482). Drittens endlich bei grosser Verlangsamung der Aufeinanderfolge der Entstehung der Blätter, bei welcher es geschieht, dass ein Blatt genau über dem andern steht; wie bei den Riccien (S. 467), den Seitenachsen von Tofieldia und Calla. In der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle aber befindet sich die Stelle, an welcher ein neues Blatt zunächst als wenig umfangreiche, warzenförmige Protuberanz über den Umfang des Stängelendes sich erhebt, in der Durchschnittslinie einer radial durch die Stängelachse gelegten Ebene mit der Aussenfläche des Stängels, welche Ebene den Raum zwischen den Seitenrändern der beiden nächst älteren Blätter, oder — wenn die Blätter schon in früher Jugend mehr als die Hälfte des Stängelumfangs einnehmen, — den Raum zwischen den Seitenrändern der Basis des einen nächst älteren Blattes, genau in der Mitte schneidet. Das als schmales Wärzchen aufgetretene neue Blatt verbreitert seine Basis, die streifenförmige Stelle seiner Insertion in den Stängel, in einem Maasse, welches bei verschiedenen Pflanzenformen in einem sehr verschiedenen Verhältnisse zum Maasse des gleichzeitig stattfindenden Dickenwachsthums des Stängels, zu der gleichzeitig vor sich gehenden Zunahme der Peripherie desselben, steht. Ein Blatt, dessen Insertionsstreifen bald nach dem ersten Hervortreten kaum $^1/_3$ des Stängelumfangs betrug, kann später mit seiner Basis völlig stängelumfassend werden (z. B. an älteren Stöcken der Isoëtes lacustris); oder es kann die Breite der Insertionsstelle, welche zeitig $^2/_5$ des Stängelumfangs betrug, weiterhin auf weniger als $^1/_5$ desselben sinken, z. B. bei Sarothamnus scoparius, Jasminum fruticans. Von dem Verhältnisse nun, in welchem dieses Breitenwachsthum der Basis des jeweiligen jüngsten Blattes — oder der zwei, drei und mehr jüngsten, ihre Vorderflächen unmittelbar dem nackten Achsenende zukehrender Blätter — zu der Zunahme des Umfangs des Stängels an der Insertionsstelle der betreffenden Blätter in dem Momente steht, zu welchem ein neues Blatt aus dem Stängelende sich zu erheben beginnt; — von diesem Verhältnisse zeigt sich der Entstehungsort des neuen Blattes bedingt.

Bleiben diese Verhältnisse für eine Reihe successiv gebildeter Blätter constant, so halten diese Blätter unter sich gleiche Divergenzen ein. Aendern sich jene Verhältnisse, so variiren auch die Divergenzen.

Sehr viele Achsen beginnen die Blattbildung mit Anlegung eines einzigen, einzeln am Stängel stehenden Blattes. So die embryonalen Achsen und die Seitenachsen der Polypodiaceen, Isoëten, Rhizocarpeen, die der monokotyledonen Phanerogamen, und selbst einzelner Dikotyledonen [1]). Wo die Blattbildung mit Anlegung eines Wirtels anhebt, da tritt in der Zahl der Glieder dieses Wirtels eine ähnliche Einfachheit der Verhältnisse hervor, wie sie zwischen den verschiedenen Wachsthumsrichtungen an blattlosen Achsen in der Anordnung der Zellen sich zu erkennen giebt. Wenn das Dickenwachsthum blattloser Achsen in bestimmten Richtungen intensiver ist, als in den übrigen, da divergiren diese Richtungen geförderten Wachsthums, auf eine zur Achse senkrechte Fläche projicirt, bei Zweizahl um die Hälfte, bei Dreizahl um ein Drittel, bei Vierzahl um ein Viertel des Umfanges der Achse (S. 140). Verwickeltere Verhältnisse sind bis jetzt noch nicht beobachtet. Die Bildung eines mehrzähligen Blattwirtels ist eine örtliche und rasch vorübergehende, hohe Steigerung des Dickenwachsthums in mehreren geförderten Richtungen innerhalb einer schmalen Stängelzone; so vieler Wachsthumsrichtungen als der Wirtel Blätter zählt. Die Zweizahl der Glieder des erstgebildeten Blattwirtels einer Achse ist der weitaus häufigste Fall: embryonale Achsen der Dikotyledonen und Selaginellen, seitliche Achsen der meisten angiospermen Dikotyledonen und der Coniferen. Dreigliedrige Wirtel sind seltener: Stämmchen der Moose (der Wirtel ist hier eine flach ansteigende schraubenlinige Aufeinanderfolge dreier Blätter, die weiterhin durch Streckung der Internodien weit auseinander gerückt werden), embryonale Achsen von Equisetum, Pinus canadensis (meistens) und anderer Coniferen; ausnahmsweise, als Abnormität, kommen auch 3 Kotyledonen bei einzelnen Individuen dikotyledoner Pflanzen vor: ich sah deren bei Quercus Robur pedunculata und Coffea arabica. Wirtel mit mehr als 3 Gliedern finden sich als Anfang der Blattbildung neuer Achsen nur an den Embryonen der Abietineen [2]) und an den Seitensprossen besonders robuster Equisetumformen. Auch die meisten Achsen mit einzeln stehendem ersten Blatte, deren spätere Blätter nach Divergenzen $< \frac{1}{2}$ und $> \frac{1}{3}$ geordnet sind, bringen das

1) Dikotyledonen mit nur einem Kotyledon sind z. B.: Trapa, Bunium Bulbocastanum, Ranunculus Ficaria, Corydalis solida. Solche mit einzeln stehendem ersten Blatte seitlicher Sprossen: Hedera, Ampelopsis cordata, Aristolochia Sipho.

2) Ob die vielgliedrigen Wirtel der Kotyledonen von Pinus Pinea, Pinus Strobus z. B. einfache Wirtel seien, ist durch Untersuchung der ersten Anlegung zu ermitteln; die Arbeit Duchartre's (Ann. sc. nat. 3. sér. 10, 207) giebt über diesen Gegenstand keinen Aufschluss; sie sucht darzuthun, dass die Kotyledonen der Embryonen aus reifen Samen als zwei Gruppen bildend, und somit als Lappen nur zweier Kotyledonen angesehen werden können. Die Irrthümlichkeit dieser Auffassung erhellt schon daraus, dass an die 3- und 5gliedrigen Kotyledonenwirtel von Pinus canadensis die Stellung der weiteren Blätter der embryonalen Achse unmittelbar sich anschliesst. Sehr wahrscheinlich beginnt die Bildung mit der Anlegung dreier, um $\frac{1}{3}$ divergirender Blätter, die ihre Basen ungleich verbreitern und zwischen denen die übrigen als Glieder eines Stellungsverhältnisses der Hauptreihe eingeschaltet werden. Die Entwickelung verläuft sehr rasch; es ist mir in zwei auf einander folgenden Jahren nicht geglückt, der Zwischenzustände embryonaler Achsen zwischen der Blattlosigkeit und der Vollzähligkeit der Kotyledonen habhaft zu werden.

zweite Blatt um die Hälfte, wenige um ein Drittheil, noch wenigere um ein Viertheil des Stängelumfangs vom ersten seitlich entfernt vor. Oefters wird eine zweizeilige oder dreizeilige Stellung eine lange Reihe von Blättern hindurch eingehalten, um erst später in ein verwickelteres Stellungsverhältniss überzugehen. Es gilt dies sowohl von embryonalen Achsen, als von lateralen Achsen, die an bereits beblätterten relativen Hauptachsen entspringen; von letzteren, dafern das erste Blatt der Seitenachse nicht schon in frühester Jugend unter dem Einfluss des nächsten Blattes der Hauptachse (des Stützblattes blattachselständiger Seitenzweige) angelegt wird.

Die meisten Monokotyledonen, deren spätere Blätter dreizeilig (vertical oder tangentalschief dreizeilig) stehen, bilden das zweite Blatt dem ersten gegenüber, sowohl an Keimpflanzen als an seitlichen Achsen; so z. B. an den Embryonen bei Aloë vulgaris Dec., Aloë semimargaritifera, Carex Grayi, Allium Cepa [1]) und anderen Arten dieser Gattungen; — an seitlichen Achsen bei Lilium, Ornithogalum nutans und anderen Liliaceen, bei Orchis, Neottia nidus avis [2]), Luzula pediformis, maxima und albida. — Isoetes lacustris stellt die ersten 10 bis 12 Blätter der Keimpflanze genau zweizeilig; dann tritt schief dreizeilige Anordnung der Blätter ein. Die ersten 3—4 Blätter seitlicher Achsen von Luzula maxima stehen zweizeilig; erst bei den späteren wird die Divergenz $< 1/2$.

Bestimmung des Entstehungsorts der jüngsten seitlichen Bildung durch die eine nächst ältere. Der Entstehungsort eines neu auftretenden Blattes wird durch das Maass der Verbreiterung des Grundes des letzt zuvor gebildeten Blattes allein bestimmt, wenn das Blatt bis zum Hervortreten des nächst jüngeren Blattes seine Basis bis auf mindestens die Hälfte des Stängelumfanges verbreitert; — mit anderen Worten, wenn zwischen der Anlegung zweier consecutiver Blätter ein relativ langer Zeitraum verfliesst, während das Breitenwachsthum der Blattbasen vergleichsweise rasch erfolgt. Dann ist am blätterbildenden Vegetationspunkte der Achse die von oben her erste Lücke zwischen Blatträndern zwischen den beiden Rändern eines und desselbe Blattes gelegen; oberhalb dieser Lücke erhebt sich aus dem nackten Stängelende die wärzchenförmige Anlage des jüngsten Blattes. Dieser Fall ist weit verbreitet unter den Monokotyledonen. Bei Dikotyledonen, Gefässkryptogamen und Muscineen findet er sich nur bei zweizeilig beblätterten Achsen (z. B. bei Celtis, Castanea, Ulmus, Alnus, Vitis, Ampelopsis, Sämlingen von Isoëtes lacustris, den oberirdisch entwickelten Theilen der Sprossen der Arten von Fissidens). Bei gerade und bei schief dreizeiliger Stellung der Blätter von Dikotyledonen und Gefässkryptogamen umstehen stets mindestens drei jüngste Blätter den Scheitel einer Blattknospe; auch bei den Pflanzen, deren Blattbasen auf einem wenig späteren Entwickelungszustande mehr als die Hälfte des Stängelumfangs umfassen, wie z. B. Alnus.

Wenn auf ein Blatt ein zweites in jenem genau gegenüber stehender Stellung folgen soll, so verbreitert der Grund des ersten Blatts seine Seitenränder gleichmässig bis zum Zeitpunkte des Hervortretens des zweiten Blatts. Im Momente dieses Hervortretens hat dar Grund des ersten Blatts einen bestimmten Theil des Umfangs des Stängels umfasst. Die Mitte der Lücke zwischen den Rändern der Blattbasis liegt der Mediane des ersten Blatts genau gegenüber. In dieser Mitte

1) Siehe Irmisch, Morphol. der Knollen- u. Zwiebelgewächse, Berlin 1850, Taf. 6, Fig. 28 u. a. a. O. — 2) Derselbe, ebend. Taf. 3, Fig. 9, 10.

tritt das zweite Blatt hervor. Nach seiner Anlegung kann das noch fortdauernde Breitenwachsthum des Grundes des ersten Blattes am einen Rande das des andern überwiegen: — auf den Entstehungsort des inzwischen bereits gebildeten zweiten Blattes hat diese Ungleichheit keinen Einfluss mehr. Bleibt die Verbreiterung des Grundes jedes während der ferneren Entwickelung des Sprosses neu entstandenen Blattes beiderseits gleichmässig bis zur Bildung des nächstjüngeren Blattes, so bleibt die Blattstellung dauernd zweizeilig. So bei den Irideen und Gräsern (Fig. 117, 118), bei den zweizeilig beblätterten Papilionaceen, wie Astragalus Cicer, Trifolium medium. (Die ungleich starke und ungleich rasche Verbreiterung der Seitenränder des Blattgrundes, auf welcher die wechselwendige Rollung der Blattscheiden der Gräser beruht, tritt für jedes Blatt erst geraume Zeit nach dem Momente ein, zu welchem das nächst höhere Blatt angelegt wurde). Verbreitert aber ein neu entstandenes Blatt den einen Seitenrand seines

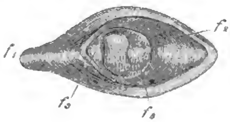


Fig. 117.

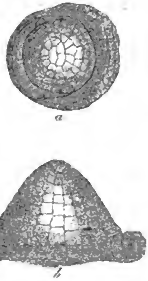


Fig. 118.

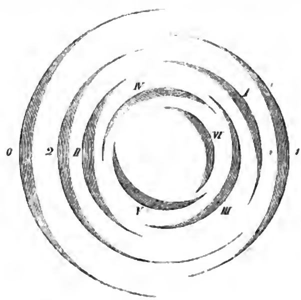


Fig. 119.

Grundes rascher, als den anderen, bevor das nächst jüngere Blatt sich bildet, so entsteht dieses, weil in der Mitte der Lücke zwischen beiden Seitenrändern, der Mediane des ersten nicht genau gegenüber, sondern zur Seite gerückt. Die beiden Blätter stehen nach einer Divergenz, welche kleiner ist, als $^1/_2$; wie das mit 2 und das mit *1* bezeichnete Blatt der beistehenden schematischen Figur, welche den Uebergang von einer Stellung nach der Divergenz $^1/_2$ zu der nach der Divergenz $^2/_5$ zeigt. Derart verhalten sich z. B. Musa paradisiaca und Cavendishii. Die eine Seitenhälfte des Blattes umfasst beim Auftreten des nächstjüngeren Blattes etwa $^3/_9$, die andere

Fig. 117. Scheitelansicht einer Blattknospe der Iris florentina. $f1$, $f2$, $f3$, $f4$ sind die vier jüngsten Blätter. Die Seitenränder der Basis des zweitjüngsten Blattes umfassen das Stängelende beim Auftreten des jüngsten etwa zu zwei Dritttheilen.

Fig. 118 *a*. Ende eines beblätterten Sprosses des Elymus arenarius in der Scheitelansicht. Die Seitenränder des jüngsten Blattes (links) umfassen das Stängelende gleichmässig bis auf $^2/_5$; diejenigen des zweitjüngsten Blattes (rechts) sind ebenfalls gleichmässig verbreitert. Vergr. 120. — Fig. *b*. Seitenansicht eines ebensolchen Stängelendes. Vergr. 160.

$^5/_9$ des Stängelumfangs. Die Divergenz wird $^3/_7$ (Fig. 120). Sie bleibt annähernd constant, wenn dieses Verhältniss der Verbreiterung der beiden Seitenhälften des letztgebildeten Blattes bis zum Auftreten des nächsten dauernd das Gleiche oder nahezu Gleiche bleibt; wie bei den Musen (bei einem Exemplar der Musa sanguinea z. B. $^2/_5$), den Arten von Aloë, Agave u. s. w. Die Divergenz schwankt dagegen unstät, bald näher an $^1/_2$ bleibend, bald weiter sich davon entfernend,

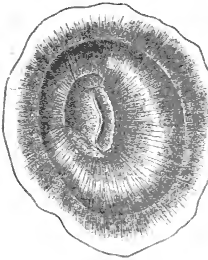


Fig. 120.

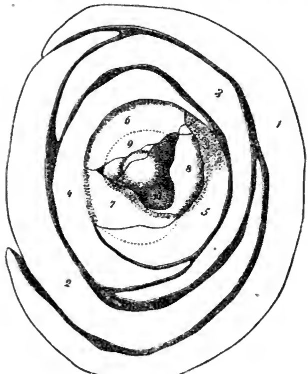


Fig. 121.

wenn das Ueberwiegen der Verbreiterung des einen Seitenrandes der Blattbasis über dasjenige des anderen an verschiedenen Blättern bald mehr, bald minder beträchtlich ist; wie bei den Arten von Luzula (Fig. 121), bei Chlorophytum Gayanum. Immer aber bleibt der Grundwendel des Stellungsverhältnisses gleichsinnig gewunden, falls an einem gegebenen Sprosse es immer die rechte oder immer die linke Längshälfte eines jeden Blattes ist, welche vorwiegend sich verbreitert. Dabei ist dann die bevorzugte Verbreiterung jeder Blattbasis [1]) der kleinen Divergenz entgegen gerichtet.

Besonders deutlich werden diese Verhältnisse, wenn auf abwechselnd zweizeilige Stellung an der nämlichen Achse eine schief oder gerade dreizeilige, oder eine dreizeilig decussirte folgt. So bei Luzula maxima, wo die ersten 3—4 Blätter seitlicher vegetativer Achsen — Niederblätter ohne Laubspreite und ohne Chlorophyll — genau median zweizeilig stehen und die Seitenränder ihrer Insertionen in die Achse gleichmässig verbreitern, bis auf das letzte

Fig. 120. Scheitelansicht des Endes eines jungen vegetativen Sprosses der Musa Cavendishii. Rechts das zweitjüngste, links das jüngste Blatt; zwischen beiden das nackte Achsenende.

Fig. 121. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Luzula pediformis. In der Mitte das nackte Achsenende. Das jüngste Blatt (10) umfasst dasselbe zu etwa $^1/_3$, das Blatt 9 zu fast $^1/_2$, 7 und 8 zu weniger als $^1/_3$ u. s. f. Divergenz von 7 und 8, 8 und 9 beiläufig $^1/_3$, zwischen 9 und 10 fast $^1/_2$.

1) Die Verbreiterung des Blattes oberhalb des Einfügungsstreifens in den Stängel kann dabei in umgekehrter Richtung gefördert sein. So bei Chlorophytum Gayanum, dessen Blätter meist (nicht immer) im Sinne der grossen Divergenz gerollt sind.

dieser Blätter, welchem ein Blatt in kleinerem Divergenzwinkel folgt; dem minder verbreiterten Seitenrande genähert. Noch anschaulicher zeigt sich Aehnliches an den Blüthen von Iris. Die der Blume vorausgehenden Blätter (Vorblätter) der Achsen der unteren seitlichen Blüthen von Iris florentina, sambucina, pallida u. A. sind zu dreien vorhanden, und stehen zweizeilig; das erste und dritte median nach hinten, das zweite nach vorn. Das erste und zweite verbreitern ihre Basis gleichmässig, das dritte dagegen umfasst mit dem einen Seitenrande den Stängel zu beiläufig $^2/_9$, mit dem anderen zu $^4/_9$. Ungefähr ein Dritttheil des Stängelumfangs, schräg nach vorn gerichtet, wird von der Basis des dritten Vorblatts frei gelassen; und über dieser Lücke steht das erste Blatt des äusseren Kreises des Perianthium.

Bestimmung des Entstehungsorts der jüngsten seitlichen Bildung durch zwei oder mehrere nächstältere. Bei der Mehrzahl der Dikotyledonen, Gefässkryptogamen, Laubmoose und Jungermannieen — soweit die Beobachtung reicht bei allen mit drei- und mehrzeiliger, zerstreuter Blattstellung — ist im Momente des Hervortretens eines jüngsten Blattes der Stängel von dem Grunde des nächstälteren, nächstniedrigen Blattes nicht zur Hälfte oder mehr umfasst. Die Aussenfläche der Stängelspitze zeigt, von ihrem Scheitel abwärts verfolgt, mindestens einen zwischen den Rändern zweier verschiedener Blätter verlaufenden Längsstreifen, der nicht von der Einfügungsstelle eines Blattes eingenommen wird. War das Breitenwachsthum der Blattbasen oder nicht durch Blätter gestützter Seitenachsen besonders gering, so können an dem Stängelende 2 und mehr (beobachtet sind bis 10, Inflorescenz von Amorpha fruticosa) solcher zwischen zwei die Achsenspitze zunächst umstehenden seitlichen Bildungen vorkommen. Dafern nicht zwei oder mehrere Blätter dem Stängel in gleicher Höhe entspringen, ist auch unter den zahlreichen Lücken eine deutlich die breiteste. Oberhalb der einzigen, oder wenn mehrere vorhanden der breitesten Lücke tritt das neu entstehende Blatt über den Umfang der Stängelspitze hervor.

In keinem der untersuchten, sehr zahlreichen derartigen Fälle wurde an einem der zwei jüngsten Blätter eine merkliche Begünstigung des Breitenwachsthums eines der Seitenränder der Blattbasis vor dem anderen beobachtet. Die Blätter des obersten, dem Knospenende nächst benachbarten Umgangs des Stellungsverhältnisses verbreitern die beiden Hälften ihrer Einfügungsstreifen gleichmässig, auch da, wo die Umgänge vielgliedrig sind (11zählig z. B. im Blüthenstand von Amorpha). Eine Förderung des Breitenwachsthums des einen Seitenrands der Blattbasis vor dem des anderen tritt erst an Blättern ein, welche aus dem obersten Umgang des Stellungsverhältnisses ausgeschieden sind oder eben ausgeschieden werden. An den jüngsten, die nackte Stängelspitze zunächst umstehenden Blättern bestimmt allein das zu beiden Seiten der Mediane noch gleichmässige Breitenwachsthum der Blattbasis im Ganzen die Lage und die Weite der Lücken zwischen den Seitenrändern.

Ist (unter der Voraussetzung eines gleichbleibenden Verhältnisses des Breitenwachsthums der Blätterbasen zum Dickenwachsthum des Achsenendes) die Intensität des Breitenwachsthums des Grundes eines im gegebenen Zeitpunkte jüngsten Blattes — es möge *B* heissen — derjenigen des um $^1/_3$ des Stängelumfanges von ihm entfernten zweitjüngsten Blattes — welches mit *C* bezeichnet werden möge — gleich, dann erhält der (auf eine zur Stängelachse verticale Ebene projicirte) Bogen des Stängelumfangs zwischen den einander abgewendeten Rändern der Blätter *B* und *C* eine solche Lage, dass die aus der Mitte seiner Sehne

nach den Medianpunkten von *B* und *C* gezogenen Linien mit dieser Sehne gleiche Winkel bilden. Ueber diesem Mittelpunkt der Chorda entsteht das nächste Blatt (*A*); es folgt auf das Blatt *B* mit einer Divergenz von $^1/_3$ des Stängelumfangs. Wenn dagegen jedes Blatt in seiner frühen Jugend, so lange es das der Stängelspitze nächste ist, seine Basis rascher verbreitert (in beistehender Figur um die Stücke *a b* und *a' b'*), als auf dem etwas späteren Entwickelungszustande, während dessen ein jüngeres Blatt höher an der Achse steht; — so entfernt sich, da während des Zeitabschnittes zwischen der Anlegung der Blätter *B* und *A* die Basis des Blattes *B* relativ beträchtlicher in die Breite wuchs, als die des Blattes *C*, der von drei, den Vordergränzen der Blattinsertionsstreifen parallelen, vom Scheitelpunkt äquidistanten Bögen umgebene Mittelraum der Scheitelfläche des Achsenendes von der Form eines gleichseitigen sphärischen Dreiecks, und nähert sich der eines gleichschenklig recht- oder stumpfwinkligen, indem sein von den Bögen *A*, *C* gebildeter Winkel (*α* beistehender Figur) sich öffnet, seine von den Bögen *A*, *B* und *C*, *B* gebildeten Wirtel *β* und *γ* sich verengern. Das Blatt *A* folgt dann auf das Blatt *B* nach einer Divergenz, die grösser ist als $^1/_3$ der Peripherie des Stängels; um so grösser, je mehr das Breitenwachsthum des Grundes von *B* das von *C* überwog. So kommen an Achsen, deren Blattstellung mit der Divergenz $^1/_3$ anhebt, Divergenzen von $^3/_8$ bis $^2/_5$ zu Stande. Sie werden dauernd beibehalten, wenn fort und fort das Verhältniss des Breitenwachsthums der Einfügungen der beiden jeweilig jüngsten Blätter der Art abgemessen ist, dass die Mitte der Lücke zwischen den einander abgewendeten Rändern beider um den gegebenen Divergenzwinkel vom Medianpunkte des Blattes *B* in dem Momente absteht, wo das Blatt *A* hervorzutreten beginnt.

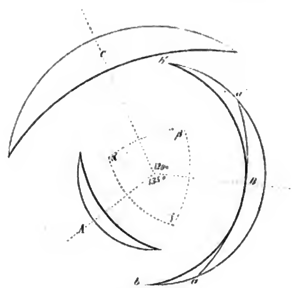


Fig. 122.

Der umgekehrte Fall, dass das Breitenwachsthum des Blattgrundes im zweiten Stadium der Jugend (während dessen ein noch jüngeres Blatt höher an der Stängelspitze hervorgetreten ist) eine Beschleunigung erfährt im Vergleich mit dem ersten Stadium (während dessen das Blatt das jüngste, oberste des Stängels ist); — in welchem Falle der Winkel *γ* offener, der Winkel *α* spitzer, die Divergenz, unter welcher *A* auf *B* folgt, kleiner als $^1/_3$ werden würde — dieser Fall ist nirgends beobachtet und kommt wahrscheinlich auch nicht vor; — alle Erfahrungen weisen darauf hin, dass die Intensität des Breitenwachsthums des Blattgrundes von der Anlegung des Blattes an nur ab-, nicht zunimmt.

Tritt eine laterale Sprossung, eine Seitenachse oder ein Blatt, nahe unter dem Scheitelpunkte eines Achsenendes über dessen Aussenfläche hervor, so wirkt sie, indem sie einen Theil der Masse des über ihr erhabenen Hauptachsenendes

Fig. 122. Schema der Aenderung der Divergenz von 120° ($= ^1/_3$) in die von 135° ($= ^9/_{24} > ^3/_8 < ^5/_{13}$).

in das Dickenwachsthum ihrer Basis hineinzieht, dahin dass die ihr zugewendete Böschung des Achsenendes abgeflacht, minder steil gemacht wird. Dies ist eine Erscheinung, die an jedem gelungenen Längsdurchschnitt eines in Blattbildung begriffenen Achsenendes constatirt werden kann (vergl. z. B. Fig. 123). Beson-

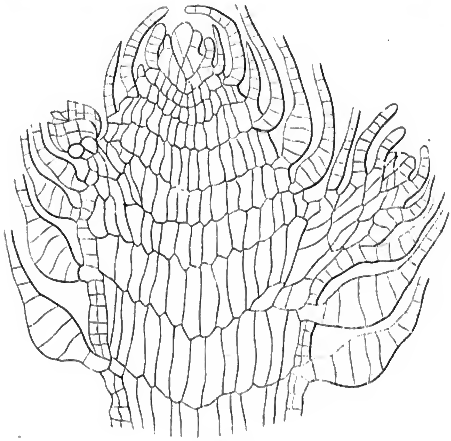


Fig. 123.

ders anschaulich ist das Verhältniss auch an den flach kegelförmigen Stammknospen der grösseren Farrnkräuter, z. B. Pteris aquilina, Aspidium filix mas, ferner bei Tradescantia virginica, Salix triandra, Trifolium medium). Bis zum Beginn des Hervortretens der nächsten seitlichen Sprossung, des nächsten Blattes nimmt das nackte Achsenende, während es sich verlängert, eine genau paraboloïdische oder konische Form wieder an, wobei sein Scheitelpunkt sich merklich von der Insertionsstelle des letztzuvor gebildeten Blattes entfernt. Diese Entfernung ist besonders deutlich in der Scheitelansicht dicht beblätterter Sprossen. Die Differenz der Distanz der Vorderflächen der beiden jüngsten Blätter von dem jeweiligen Scheitelpunkte des Achsenendes ist, besonders unmittelbar nach Anlegung des jüngsten Blattes, erheblich grösser, als die Differenz der Entfernungen der Vorderflächen des zweitjüngsten und des drittjüngsten Blattes vom Stängelscheitelpunkte (vergl. die Fig. 75—79, 82—84, S. 456—59). Es wird von Blattbildung zu Blattbildung ein anderer Ort der gewölbten Scheitelfläche des Achsenendes zu deren Scheitelpunkte. Da diese Veränderung des Orts in der Richtung von der Vorderfläche des jeweilig

Fig. 123. Längsdurchschnitt des Endes eines Hauptstängels des Sphagnum cymbifolium mit zwei Seitensprossen, von denen der jüngere (links) in der Aussenansicht erblickt wird. Die stufenähnliche Anordnung der je einem Stängelsegment angehörigen Zellreihen verschwindet schon am 9ten Segment, vom Scheitel rückwärts gezählt. Vergr. 300.

jüngsten Blattes hinweg erfolgt, so stellt eine Linie, welche die Stellen verbindet an denen sich in aufeinander folgenden Momenten der Scheitelpunkt des Achsenendes befand, bei zweizeiliger Blattstellung eine der Achse parallel ansteigende Zickzacklinie dar; bei gerade oder schräg dreizeiliger eine die Achse umkreisende, gebrochene Schraubenlinie [1]). — Der von den oberen Gränzen der Insertionen der drei jüngsten Blätter einer Pflanze mit Blattdivergenz $< 1/2 > 1/3$ umschlossene Raum hat (wie oben gezeigt) unmittelbar nach Anlegung je eines neuen Blattes annähernd den Umriss eines recht- oder stumpfwinkligen sphärischen Dreiecks. Der eine spitze Winkel desselben (derjenige, welcher von den beiden jüngsten Blättern gebildet wird) ist gleich der Hälfte der Differenz zwischen der grossen und der kleinen Divergenz (z. B. bei der Figur 133, S. 496, $= \frac{225^0-135^0}{2} = 45^0$). Dieser dreieckige Raum nimmt bis zur Bildung des nächsten Blattes an Grösse zu, aber nicht gleichmässig: die durch das jüngste Blatt gebildete Seite wächst am raschesten, die durch das älteste gebildete am langsamsten. Der eingeschlossene Raum verschiebt sich, wachsend, zunächst zu einem gleichseitigen, weiterhin wieder zu einem stumpfwinkligen sphärischem Dreieck. Dann, oder auch schon nach Erreichung der gleichseitigen Dreieckform, tritt die Bildung eines neuen Blattes ein; der Ort dieser Bildung ist von den Rändern der beiden letzten Blätter gleichweit entfernt. Mit anderen Worten: der Querschnitt des nackten Achsenendes über der Einfügung des jüngsten Blattes hat unmittelbar nach dem Hervortreten eines solchen ausgeprägte Dreieckform (immerhin mit Abrundung der Ecken); in der Zeit zwischen der Anlegung zweier aufeinander folgender Blätter nähert jener Querschnitt, durch allseitiges Dickenwachsthum des Achsenendes, seine Gestalt dem Kreise. Die Ränder der beiden jüngsten Blätter, welche die breitere Lücke begränzen, werden dadurch absolut weiter (bei gleichbleibender Divergenz aber nicht um einen grösseren Bogen des Stängelumfangs) von einander entfernt, als sie es in der ersten Zeit nach Anlegung des jüngsten Blattes waren.

Die Betrachtung der Scheitelflächen von Polytrichineen-Blattknospen ist besonders geeignet, diese Verhältnisse zu veranschaulichen, da hier in der Gestalt und Anordnung der Aussenflächen der von der Stängelscheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen (Stängelsegmente) Grössen und Stellungsverhältnisse der Blätter sich ausdrücken. Fig. 124 zeigt den Scheitel eines Stängels der Catharinea undulata, deren Blätter nach $3/8$ stehen. Von den drei innersten, nicht mit Ziffern bezeichneten Blattanlagen ist die unterste *A*, die links *B*, die rechts *C*. Der Winkel (er heisse α), den eine von der Mitte der oberen Gränzwand von *A* nach der Mediane von *B* gezogene Linie mit dieser Gränzwand bildet, ist augenscheinlich spitzer als der Winkel (β) zwischen der gleichen Gränzwand und einer von ihrer Mitte nach der Mediane von *C* gezogene Linie. In Fig. 125, Stammscheitel desselben Mooses mit einer Divergenz der Blätter, die kleiner ist als $3/8$, aber grösser als $1/3$ (sie ist etwa $= 4/11$), ist die Differenz der Winkel α und β weit geringer; in Fig. 126, Scheitel eines Stämmchens von Polytrichum formosum, dessen Blätter unter einer zwar etwas $1/3$ übertreffenden, aber hinter $4/11$ zurückbleibenden Divergenz stehen, ist die Divergenz beider Winkel kaum merklich.

Bei den Laubmoosen mit gerade und schief dreizeiliger Blattstellung nimmt die Einfügungsstelle jedes jungen Blattes einen Bogen des Stängelumfangs ein, welcher dem Divergenzwinkel

---

1) Aus der Form und Anordnung der jeweiligen Scheitelzellen blattloser Achsen und einfacher Blätter geht hervor, dass bei diesen ähnliche Ortsveränderungen des Scheitelpunkts stattfinden; siehe im 1. Abschnitte S. 130.

der Blattstellung entspricht. Ganz gleichartig ist dieses Verhältniss bei den mit ebensolcher Blattstellung begabten Coniferen (Fig. 127), bei Polygala (vergl. die Fig. 79, 84, S. 457, 59). An solchen Blattknospen sind drei schmale, von Blattinsertionen freie Lücken zwischen den Rän-

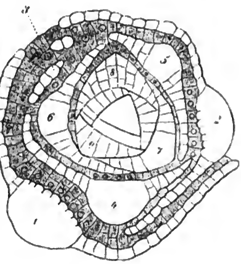


Fig. 124.

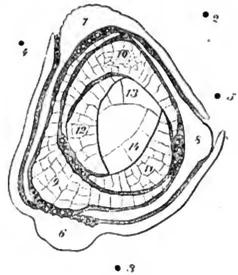


Fig. 125.

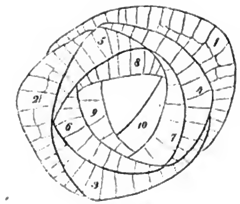


Fig. 126.

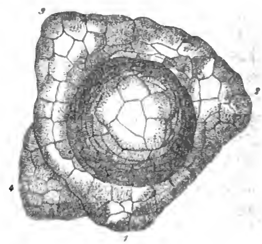


Fig. 127.

Fig. 124. Querdurchschnitt des Knospenendes eines Stämmchens der Catharinea undulata, dessen Blätter nach der Divergenz annähernd (etwas grösser als) $^3/_8$ stehen, Vergrösserung 200. Das 3te Blatt (von aussen her gezählt) ist verkümmert, das 4te und 5te sind nur halbseitig ausgebildet, ohne dass durch diese Abnormitäten die Regelmässigkeit des Stellungsverhältnisses gestört wäre.

Fig. 125. Aehnlicher Querdurchschnitt, von einem Stämmchen desselben Mooses genommen, dessen Blätter nach der Divergenz $^4/_{11}$ stehen, bei 300facher Vergrösserung. Der Schnitt ist, ebenso wie bei der folgenden Figur, dicht über der Stängelspitze geführt; man sieht im Mittelpunkte der Zeichnung die dreiseitige Scheitelfläche der Terminalzelle der Achse. Die Stellung der Blätter 1—5 ist nur durch schwarze Kreise angegeben, welche die Orte ihrer Mittelrippen ausdrücken. Die lichten Kreise vor den Mittelrippen der Blätter 6—9 sind quer durchschnittene Haare.

Fig. 126. Mittelregion eines ähnlichen Querdurchschnitts des Polytrichum formosum. Divergenz $< {}^4/_{11}$

Fig. 127. Scheitelansicht des Endes einer Blattknospe von Pinus Cedrus L. (Libani). Die hoch erhabene, blattlose Achsenspitze ist von den 3 jüngsten Blättern umstanden, zwischen deren 1ten und 3ten die Spitze des tiefer stehenden 4ten hervor ragt.

dern der drei jüngsten Blätter vorhanden. Wo die Verbreiterung der Blattbasen absolut rascher vor sich geht, wie bei den mit Stipulen versehenen Blättern der Cupuliferen, Rosaceen, Leguminosen, Ribesiaceen mit schräg dreizeiliger Blattstellung, ist durch die starke Verbreiterung der Basis des jeweilig drittältesten Blatts die Zahl solcher Lücken auf zwei beschränkt (Fig. 128). Bleiben die Blätter lange schmal, so steigt die Zahl der Lücken hoch: bei

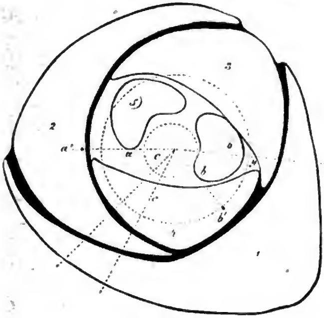


Fig. 128.

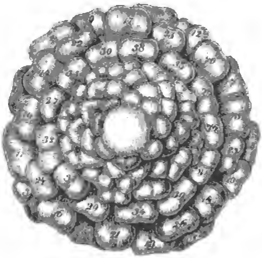


Fig. 129.

Laubknospen von Sempervív. tectorum (Fig. 82, S. 458) bei Div. $^8/_{21}$ auf 5, an der Blüthenachse von Ranunculus acris z. B. (Div. $^{21}/_{55}$) auf 8 (Fig. 129), in der Jugend selbst auf 13 (Fig. 130); ganz ähnlich, wie sie bei Blattstellungen nach kleinerer Divergenz als $^1/_3$ hohe Ziffern erreicht, z. B. in der Blattknospe von Melaleuca ericaefolia (Div. $^2/_7$) auf 5 (Fig. 78, S. 457), an der Inflorescenzachse von Amorpha fruticosa (Div. $^2/_{21}$) auf 11 wächst. Wie schon aus diesen Beispielen hervorgeht, hat die Zahl der Lücken mit der Stellung des zunächst entstehenden Blatts nichts zu thun; es kommt in dieser Beziehung nur auf den Ort der breitesten Lücke an. Der Entstehungsort des neuen Blatts ist bei dreizeiligen Stellungsverhältnissen g e n a u die Mitte zwischen den von einander ferneren Rändern der beiden nächstälteren. Diese Angabe erscheint widersinnig, wenn man ein in gewohnter Weise construirtes Schema eines Blattstellungsverhältnisses betrachtet, dessen Divergenz grösser ist als $^1/_3$ und kleiner als $^1/_2$, und die Widersinnigkeit scheint um so mehr in die Augen zu springen, je mehr das Stellungsverhältniss sich $^1/_2$ annähert. Im Grundwendel einer nach der Divergenz $^2/_5$ geordneten Stellung

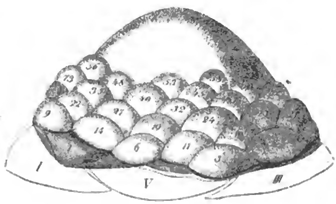


Fig. 130.

Fig. 128. Scheitel der Achse und umstehende Blätter einer quer durchschnittenen Laubknospe des Ribes petraeum Wulf.

Fig. 129. Scheitelansicht der Achse einer jungen Blumenknospe des Ranunculus acris, im Winter vor der Blüthezeit. Die Staubblätter und Karpelle sind nach der Divergenz $^{21}/_{55}$ geordnet; der oberste Kreis an Karpellen lässt zwischen sich 8 Lücken.

Fig. 130. Seitenansicht einer etwas jüngeren Blüthenknospe desselben Ranunkels. Es sind nur Staubblätter angelegt, zwischen denen des obersten Kreises sind 13 Lücken.

steht das dritte Glied offenbar um $^1/_5$ des Stängelumfangs näher am ersten als am zweiten. Jeder Blick auf die centrale Region der Scheitelansicht eines blätterentwickelnden Stängelendes bestätigt dagegen die Richtigkeit des oben Gesagten (vergl. z. B. die Figur von Polygala myrtifolia S. 457, oder die beistehende von Sphagnum cymbifolium). Die Ursache des scheinbaren

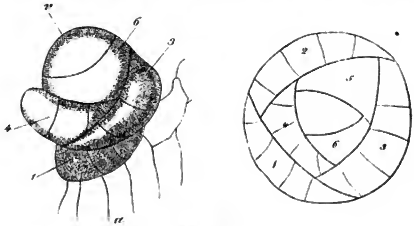


Fig. 131.

Widerspruchs zwischen Construction und Wirklichkeit ist leicht einzusehen: die Construction vernachlässigt in der Regel nicht allein die der Achse parallelen verticalen Distanzen der Blätter (welche bei ihrer Geringfügigkeit im Entstehungsmoment nur wenig, wiewohl immerhin etwas in Betracht kommen), sondern sie nimmt auch die von Blatt zu Blatt erfolgende Verringerung der radialen Distanz der neu auftretenden Blätter von dem Scheitel des Stängels meist viel zu gering an. In den zahlreichen Abbildungen von Knospendurchschnitten, welche diesem und den beiden vorausgehenden §§ beigegeben sind, ist diese Abnahme der radialen Entfernung der Blätter der Wirklichkeit entsprechend dargestellt, insbesondere können die Fig. 124—27, S. 492 zum Anhalt der Anschauung dienen. — Endlich berücksichtigt nicht eine auf einen unverrückbaren Mittelpunkt sich beziehende Construction die nach Anlegung eines jeden Blattes nothwendig eintretende Verschiebung des Scheitelpunktes (vergl. S. 490); und diese Verschiebung ist entscheidend betheiligt bei der Fixirung das Entstehungsortes neuer lateraler Sprossungen mitten über der Lücke zwischen den Seitengränzen der letztzuvor gebildeten.

Aenderungen der Divergenzwinkel dreizeiliger Stellungsverhältnisse. Tritt in dem Vegetationspunkte einer Achse, welche dreizeilig geordnete Blätter hervorbringt, eine Steigerung des Dickenwachsthums des Stängelendes ein, welche nicht von einer entsprechenden Steigerung des Breitenwachsthums der Basen der jüngsten Blätter begleitet ist, so wird dadurch der Divergenzwinkel, unter welchem bisher die Blätter aufeinander folgten, verkleinert, wenn er näher an $^1/_2$ oder $^2/_5$ lag. Er wird dagegen geöffnet, wenn er mehr $^1/_3$ oder $^3/_8$ sich näherte. So für Stellungsverhältnisse der Hauptreihe; für die Nebenreihen gilt es nicht minder, dass eine Zunahme des Dickenwachsthums des blätterbildenden Achsenendes, dem nicht eine verhältnissmässige Zunahme der Verbreiterung der jüngsten Blätter zur Seite geht, dazu führt, den bisherigen Divergenzwinkel an den Mittelwerth zwischen ihm und dem nächsten Gliede der

Fig. 131. Sehr junge Seitenknospe des Sphagnum cymbifolium, durch einen dünnen Längsdurchschnitt des Hauptstängels (von dessen Zellen bei *a* einige sichtbar sind) blos gelegt, in der Seitenansicht. Man sieht die Internodien (von unten auf gezählt) 1, 3, 4 und 6, sowie die Scheitelzelle *v*. — Neben der Figur ist der halbschematische Grundriss der Zellen der Aussenfläche dieser jungen Seitenachse dargestellt. Jedes Internodium entsteht aus einer der von der Scheitelzelle abgeschiedenen Gliederzellen, die dann jede ein Blatt bildet. Die Divergenz der Blätter ist etwas kleiner als $^2/_5$.

gegebenen Reihe anzunähern. Es ist dabei gleichgültig, ob die Steigerung der Achsenverdickung auf die nackte Stängelspitze sich beschränkt, odér ob sie sich auf die Stängelzone mit erstreckt, welcher eine Anzahl der jüngsten Blätter inserirt sind. Dadurch, dass der Stängel in der Region der Insertion der beiden jüngsten Blätter rascher an Umfang zunimmt, als die Einfügungsstellen dieser beiden Blätter an Breite wachsen, wird zwischen ihre einander abgewendeten Ränder ein grösserer Bogen der Stängelperipherie eingeschaltet, als zuvor. Der Divergenzwinkel zwischen ihnen selbst wird durch diese Verschiebung verkleinert. Die Mitte des Bogens zwischen ihren einander abgewandten Rändern wird der Mediane des jüngsten Blattes relativ genähert, wenn der bisherige Divergenzwinkel beziehungsweise gross, sie wird von ihm entfernt, wenn dieser klein war. Nur die eine Voraussetzung ist nöthig, um die Annäherung der gegebenen Divergenz an einen minder extremen Werth herbeizuführen, dass bei Eintritt der Steigerung des Dickenwachsthumes die Verrückung des Scheitelpunktes der Achse in der Richtung von der Vorderfläche des jüngsten Blattes hinweg (S. 190) den temporären Apex der Stängelspitze nicht über ein bestimmtes Maass vom jüngsten Blatte entferne. Soweit die Beobachtung reicht, wird diese Voraussetzung in der Natur überall eingehalten, wie denn eine allseitige Steigerung des Dickenwachsthums der Achse einer extremen Verschiebung schon selbst entgegenwirkt.

Beigegebene Zeichnung stellt die Scheitelfläche einer Blattknospe des Ribes petraeum mit $^2/_5$ (etwas weniger als $^2/_5$, vergl. S. 157) Stellung der Blätter dar. Es sei angenommen, dass die Achsenspitze innerhalb der durch den inneren punktirten Kreis umschriebenen Region ihr Dickenwachsthum der Art steigere, dass sie bis zur Anlegung des nächsten Blattes den Umfang des äusseren punktirten Kreises annehme, und dass die beiden Blätter 6 und 5 während dieser Verdickung ihre Einfügungsstellen nicht im Verhältnisse der Zunahme der Stängelperipherie verbreitern. Dann wird der Rand *a* des Blattes 5 etwa nach *a'*, der Rand *b* des Blattes 6 nach *b'* gerückt. Die durch die Mitte der Lücke zwischen *a'* und *b'* gelegte zur Achse radiale Ebene (die Linie *c'* ist die horizontale Projection derselben) fällt dann näher an die Medianebene des Blattes 6, als eine durch die Mitte der Lücke *a b* gelegte solche Ebene (deren Projection die Linie *c* ist). Der Winkel *y c'*, die Divergenz des Blattes, welches nach der Steigerung der Verdickung aufzutreten hätte, ist kleiner,

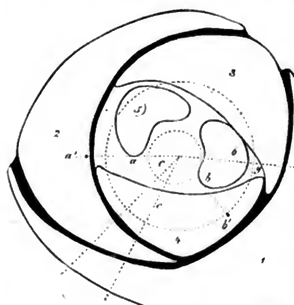


Fig. 132.

als der Winkel *y c*, als der Divergenzwinkel unter welchem das Blatt 7 auf 6 folgen würde, dafern jene Steigerung unterblieben wäre. Das Blatt 7 folgt im ersteren Falle auf Blatt 6 unter einer Divergenz, welche der Partialwerth einer der späteren Glieder des Kettenbruchs

$$\cfrac{1}{2 + \cfrac{1}{1 + \cfrac{1}{1 \ldots\ldots}}}$$

ist. — Wenn die Peripherie der Endigung der Achse, welche eine Zunahme des Dickenwachsthums erfährt, den Vorderflächen der beiden jüngsten Blätter unmittelbar angränzt, oder noch

über sie hinaus nach abwärts greift, dann wird die Steigerung des Dickenwachsthums im Achsenende den Divergenzwinkel der beiden jüngsten Blätter, deren Insertionen von der Zunahme des Dickenwachsthums betroffen werden, verkleinern; sie wird die Ränder *a* und *b* der beiden jüngsten Blätter ebenfalls um einen grösseren Bogen des Stängelumfangs von einander entfernen. Der Winkel, welchen eine durch die Mitte dieses Bogens gelegte zur Achse radiale Ebene mit der Medianebene des jüngsten vorhandenen Blattes bildet, wird grösser, als der bisherige Divergenzwinkel war, falls dieser z. B. $^1/_3$ oder $^3/_8$ betrug. Somit nimmt, bei Eintritt einer solchen Verdickung des Achsenendes, die Divergenz der künftig auftretenden Blätter zu. Nun ist, übrigens gleiche Verhältnisse, gleiches Dickenwachsthum der Blätter an den Einfügungsstellen, gleiche verticale (der Achse parallele) Distanz der Entstehungsorte der Blätter von einander vorausgesetzt, die Differenz der Distanzen der Vorderflächen zweier consecutiver Blätter von der Achsenmitte, somit vom Stammscheitel, grösser bei den Stellungsverhältnissen, die näher an $^1/_2$, als bei denen, die näher an $^1/_3$ liegen; grösser bei Divergenzen nach $^2/_5$, $^5/_{13}$, als bei solchen nach $^1/_3$, $^8/_{21}$. Es wird somit, bei Steigerung der Intensität des Dickenwachsthums eines Achsenendes, die bis dahin vorhandene Divergenz der Blätter an einen mehr mittleren Werth der Reihe genähert werden, zu welcher das bisherige Stellungsverhältniss gehörte.

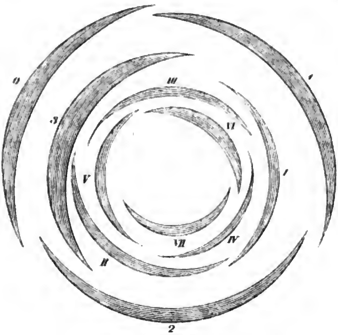


Fig. 133.

Die beistehende schematische Figur zeigt die Aufeinanderfolge der Stellungen nach den Divergenzen $^1/_3$ und $^3/_8$. Das erste Glied der zweiten dieser Stellungen (mit *I* bezeichnet) ist in die Zeichnung so eingetragen, dass es mit der Div. von $^3/_8$ auf das letzte, mit 3 bezeichnete Glied der Stellung nach der Div. $^1/_3$ folgt. Erweitert man die Zone, welcher das Glied 3 inserirt ist, in Gedanken um etwa 1 Centimeter, so kommt *I* in die Mitte der Lücke zwischen den einander abgewendeten Rändern von 3 und 2 zu stehen.

Der Effect ist wesentlich der nämliche, wenn, statt einer Steigerung des Dickenwachsthums des nackten Achsenendes, eine allmälige Verringerung des Breitenwachsthums der Einfügungsstellen der neu entstehenden Blätter eintritt. Gemeiniglich wird dieses Verhältniss von einer Zunahme des Dickenwachsthums des nackten Achsenendes begleitet, und so die Aenderung der Divergenzen beschleunigt. Beispiele: Blüthen von Ranunculus acris; — die Divergenz der Corollenblätter ist $^2/_5$; nach ihrer Anlegung wächst das Ende der Blüthenachse rasch in die Dicke; die Staubblattanlagen verbreitern nur wenig ihre Basen, die Divergenz wird $^8/_{21}$ bis $^{21}/_{55}$. Die Stellung der Blattgebilde der Blüthe vieler anderer Ranunculaceen und Magnoliaceen ist eine analoge. — Ferner die Involucra der Blüthenköpfe der Cynarocephalen, z. B. Cynara Scolymus. Der erste Kreis der Hüllblätter wird angelegt, während die Achsenspitze noch ziemlich schlank ist; Divergenz $^3/_8$. Dann plattet das Inflorescenzachsenende sich rasch ab, wächst auch in den Zonen, welchen die jüngeren Blätter inserirt sind, excessiv in die Dicke; die Divergenz

ändert sich in $^{13}/_{34}$ oder $^{21}/_{55}$. Aehnlich verhalten sich Blüthenköpfe von Echinops, Calendula.

Nimmt dagegen das Längenwachsthum des Endes einer blätterbildenden Achse über das bisherige Verhältniss zu ihrem Dickenwachsthum zu; wird die nackte, blattlose Achsenspitze schlanker, so wird die Verschiebung des Scheitelpunkts derselben vom jüngsten Blatt hinweg relativ beträchtlicher. Drückt man sie in Maasstheilen des Halbmessers des blattlosen Stängelendes aus, so erhält man eine grössere Ziffer, als zuvor. Dabei wird, — dafern das bisherige Verhältniss des Breitenwachsthums der Insertionen der beiden jüngsten Blätter zu dem Dickenwachsthume der Stängelzone, der sie inserirt sind, das gleiche bleibt wie bisher (eine Voraussetzung, welche in allen beobachteten Fällen zutrifft[1]) — der Bogen des Stängelumfangs zwischen den einander abgewendeten Rändern derselben verkleinert. Die bisher vorhanden gewesenen Divergenzwinkel werden somit zu Extremen geändert: eine Divergenz von $^{5}/_{13}$ z. B. kann noch grösser, eine von $^{3}/_{8}$ noch kleiner werden. Mittelwerthe werden ausgetilgt. Dies erklärt es, dass eine und dieselbe Achse, solange ihr nacktes Ende schlank bleibt, ihre Blätter nach den Divergenzen $^{1}/_{3}$, oder $^{2}/_{5}$, oder $^{3}/_{8}$ stellt, während mit Eintritt stärkerer Verdickung des Achsenendes die Divergenzen $^{5}/_{13}$, $^{8}/_{21}$, $^{13}/_{34}$, $^{21}/_{55}$ u. s. f. werden; und dass umgekehrt eine Achse mit platter Endigung und einer Divergenz der Blätter, welche ein spätes Glied einer Reihe ist, ihre Blätter nach Divergenzen wie $^{3}/_{8}$, $^{2}/_{5}$, $^{1}/_{3}$ ordnet, wenn sie, rasch aufschiessend, das Ende des Stängels und den von da an gebildeten Theil der Achse schlank und dünn gestaltet[2]).

Gute Beispiele derartiger Vorgänge liefern die Crassulaceen, deren dicke Achsen, ihre Internodien nicht streckend, Blattrosetten tragen, so lange sie rein vegetativ sind, aber schlank emporschiessen, wenn die Blüthenbildung beginnt; wie Sempervivum, Echeveria, Umbilicus. Sempervivum tectorum z. B. hat an schwachen seitlichen Trieben eine Blattdivergenz von $^{3}/_{8}$; an Blattrosetten mittlerer Stärke ist sie $^{8}/_{21}$, an sehr kräftigen selbst $^{21}/_{55}$ (vergl. Fig. 82, S. 458). Wenn das Achsenende sich schlank erhebt, wird die Blattdivergenz $^{3}/_{8}$ (oder an besonders dicken Inflorescenzen $^{5}/_{13}$).

Die ersten Blätter von Keimpflanzen des Aspidium filix mas stehen nach $^{1}/_{3}$. Wird das Achsenende dicker, so ändert sich die Divergenz auf $^{3}/_{8}$, bei noch weiterer Verdickung $^{5}/_{13}$ bis $^{13}/_{34}$[3]). Aehnlich bei andern Farrnkräutern.

Herbeiführung von Divergenzen, die kleiner sind als $^{1}/_{3}$. Wird die Entwickelung neuer Blätter beschleunigt; verkürzt sich die Frist, nach deren Ablauf ein neues Blatt über die Stängelaussenfläche hervortritt, während das Breitenwachsthum der Basen der jungen Blätter seine Intensität nicht verändert, so hat dies zur Folge, dass eine grössere Zahl junger Blätter das nackte Achsenende umsteht als zuvor: statt 3 z. B. 4; es wird ein neues Blatt gebildet, bevor die beiden nächstniedrigen ihre Basen auf ein Drittheil des Stängelumfangs ver-

---

1) Man erkennt ihr Zutreffen leicht aus der Unvermitteltheit, Plötzlichkeit des Eintritts extremer Divergenzen der Blätter an den schlank aufschiessenden Endtheilen von Achsen mit bis dahin unentwickelten Stängelgliedern, z. B. bei blühenden Semperviven und Echeverien.

2) Diese Verhältnisse wurden bereits von den Brüdern Bravais ins Auge gefasst, und als Argument für ihre Ansicht von dem Vorhandensein nur eines und desselben Divergenzwinkels für alle krummreihigen Stellungsverhältnisse verwendet: Ann. sc. nat. 2e Sér., Bot., 7, 71.

3) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 634.

breitert haben. Damit ist ein Stellungsverhältniss begonnen, dessen Divergenzwinkel kleiner ist als $1/3$. Bei einer Anzahl von Gewächsen vollzieht sich eine noch stärkere Beschleunigung der Bildung neuer Blätter oder Seitenzweige; es treten in rascher Folge, nahezu gleichzeitig, eine Vielzahl neuer seitlicher Wachsthumsrichtungen im Achsenende auf. So bilden sich Stellungsverhältnisse die nach kleineren Divergenzen, als $1/4$ des Stängelumfangs geordnet sind.

Dieses Verhältniss lässt sich am Anschaulichsten an den sehr kleine Divergenzen zeigenden Inflorescenzen mit zweizeiligen Laubblättern versehener Trifolien, Galegen und Lupinen darlegen. Die erste Blume der Inflorescenz (beziehentlich deren Stützblatt; welches freilich, wenn überhaupt, später sichtbar wird als die Blüthenachse; vergl. S. 430) erhebt sich nahezu senkrecht über der Mediane des letzten Laubblatts der einen Längsreihe von Blättern über die Aussenfläche der Inflorescenzachse; die zweite in der Regel diesem Punkte ungefähr gegenüber. Beinahe gleichzeitig und beinahe gleichhoch an der Achse werden noch weitere Blüthen angelegt. Ist die Gleichzeitigkeit in der Bildung des ersten Kreises von Blüthen vollständig, so stellen sie einen ächten Wirtel dar: bei Lupinus elegans sehr häufig einen 5- oder 6gliedrigen, auf welchen dann, bei fernerer Ausbildung der Inflorescenz, weitere Wirtel gleicher Gliederzahl in alternirender Stellung folgen. Gemeinhin aber entsteht die zweite Blüthe etwas später und höher als die erste; das hat Unregelmässigkeiten der Stellung der dazwischen sich eindrängenden übrigen Blüthen des untersten Kreises zur Folge, zickzackige, oder in zwei halbe Umgänge gleich- oder widersinniger Schraubenlinien gestellte Anordnung der Blüthen; — Stellungen die alle darin übereinstimmen, dass einzelne Blüthen des untersten Kreises nur wenig höher an der Achse stehen, als die anderen. Auf den ersten Kreis folgt im gedrängtestem Anschlusse ein zweiter, dessen Glieder sich in die Interstitien des ersten drängen, und so fort. Die neu sich bildenden Auszweigungen oder Blätter können einander seitlich nicht ausweichen; jedes Einzelne muss — zickzackige Anordnung des unteren Gürtels gegeben — etwas höher als der Nachbar zur einen Seite, etwas niedriger als der zur anderen sich stellen, wobei das am höchsten an der Achse stehende Glied des untersten Gürtels maassgebend für die Stellung des zweiten Gürtels sein wird; jenes oberste Glied des untersten Gürtels wird in den zweiten aufgenommen [1]. So wird schon im zweiten, spätestens im dritten Gürtel eine regelmässig schraubenlinige Folge der seitlichen Sprossungen hergestellt (Fig. 134), welche fortan stetig aufwärts steigend sich fortsetzt, mit einer Divergenz, welche zum Zähler 2, zum Nenner die Summe der Glieder der beiden untersten Gürtel hat. Letztere ist immer eine ungerade Zahl, 11, 13, 17, 19, 21 z. B. Die Stellung besteht aus schief gestellten, gegen die Achse geneigten, alternirenden, in der Gliederzahl gleichen Umgängen (Fig. 136, S. 500): sie bietet den nächsten Uebergang von der schraubenlinigen zur einfachen Wirtelstellung, wie denn auch ähnlich beschaffene schraubenlinige Stellungen gelegentlich, als Abnormitälen, bei den in der Regel wirtelblätterigen Equiseten [2] und Casuarinen [3] vorkommen.

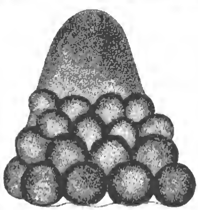

Fig. 134.

Fig. 234. Seitenansicht der jungen Anlage einer Inflorescenz des Trifolium medium.

1) Man kann sich den Hergang leicht versinnlichen, indem man einen Cylinder von etwa 4 CM. Durchmesser mit einem Zickzackgürtel kleiner Oblaten beklebt, so dass die höchste um nicht mehr als etwa ihren Durchmesser über der niedrigsten erhaben ist; und dann über diesen Gürtel einen ansteigenden zweiten, jede Oblate über die Lücke zwischen zweien des untersten Gürtels setzt, wobei die am höchsten stehende Oblate des unteren Gürtels zum Anfang des zweiten genommen wird. — 2) Milde, in N. A. A. C. L. 25, 2, Taf. 56.

3) A. Braun, in denselben Gesellschaftsschriften, 15, 1, Taf. 34.

Die Verkürzung der Zeitintervalle zwischen der Bildung zweier einander folgender Blätter zeigt sich auch bei Stellungsverhältnissen, deren Divergenzen minder weit hinter einem Drittel des Stängelumfangs zurück bleiben, als die oben betrachteten. — Costus speciosus ordnet die Blätter, welche nach dem Austreiben der Knollen zunächst sich entfalten, nach ziemlich grossen, nicht eben constanten Divergenzen von beiläufig $^1/_3$. Nach Ausbildung eines bis zweier Abschnitte dieses Stellungsverhältnisses wird die Aufeinanderfolge der nun sich bildenden Blätter stark beschleunigt. Es treten in rascher Succession drei Blätter über die Fläche der Endknospe, welche mit dem letzten Blatte des dreigliedrigen Umganges in die Peripherie der Endknospe sich theilen, einen gegen die Achse geneigten viergliedrigen Wirtel darstellend. Nach der Anlegung desselben tritt über der Lücke zwischen seinem ersten und vierten Blatte — der weitesten der vorhandenen vier Lücken — ein fünftes Blatt hervor. Fortan ist das Achsenende fürs Erste von fünf jüngsten Blättern umstanden, deren jüngstes mit der einen Seitenhälfte vor den Seitenrand des ältesten greift (Fig 135); die Divergenz sinkt von $^1/_3$ zunächst auf $^1/_5$ (weiterhin bis auf $^1/_9$). — Bei Melaleuca ericaefolia umstehen an Zweigen mit $^2/_7$ Stellung der Blätter jeweilig 4 jüngste Blätter das Achsenende. Zwischen dem ältesten und zweitältesten derselben ist die weiteste Lücke; über dieser entsteht das nächste Blatt. Gleich derjenigen von Costus speciosus hat diese Stellung in der Anlage grosse Aehnlichkeit mit einer aus alternirenden Wirteln gebildeten; der auffallende Unterschied der endlichen Ausbildung beruht nur darauf, dass zwischen je zwei Blättern eine gewaltige letzte Streckung der Internodien erfolgt (vergl. Fig. 78, S. 457).

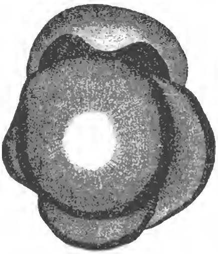


Fig. 135.

S u c c e s s i o n v o n e i n z e l n s t e h e n d e n s e i t l i c h e n B i l d u n g e n u n d v o n W i r t e l n a u f W i r t e l. Folgt auf einen Blattwirtel die Anlegung eines einzeln stehenden Blattes, so tritt dieses über der weitesten der Lücken zwischen den Rändern der Blätter des Wirtels hervor. Dieser Vorgang hat die weiteste Verbreitung an den embryonalen Achsen der dikotyledonen Gewächse. Die Breitenentwickelung der Einfügungsstellen der beiden ersten Blätter der neuen Pflanze (der Kotyledonen) von Dikotyledonen und Selaginellen ist in allen darauf untersuchten Fällen keine völlig gleichmässige. Die nach der einen Seite hin gewendeten Ränder der Kotyledonen lassen zwischen sich eine breitere Lücke, als das andere Paar von Seitenrändern. Ueber der breiteren Lücke, von den Medianen beider Kotyledonen in der Regel um $^1/_4$ des Achsenumfangs entfernt, steht das dritte Blatt der Keimpflanze, möge das weiterhin eintretende Stellungsverhältniss ihrer Blätter sein, welches es wolle. So ist es, um nur einige Beispiele anzuführen, bei Cucurbita, Cucumis und anderen Cucurbitaceen, bei Pisum sativum, Cytisus Laburnum, Quercus; auch bei Pflanzen mit zweizeiliger und mit zweigliedrig decussirter Blattstellung, wie Fagus, Carpinus, Aesculus, Acer, Selaginella. In vielen Fällen ist die ungleiche Verbreiterung des Grundes beider Kotyledonen noch am gekeimten Pflänzchen deutlich zu erkennen, auch abgesehen von der, durch das Breitenwachsthum des dritten Blattes gewaltsam bewirkten ein-

Fig. 135. Scheitelansicht eines durch einen transversalen Schnitt abgetrennten Endes eines beblätterten Sprosses des Costus speciosus mit $^1/_5$ Div. der Blätter.

seitigen Auseinandertreibung der Ränder der Kotyledonen: so z. B. bei Malope, Cucurbitaceen.

Folgt die Bildung eines zwei- oder dreigliedrigen Blattwirtels auf die eines Wirtels gleicher Gliederzahl, so wird die Stellung des ersten Blattes des oberen Wirtels gleichfalls durch das Maass der Verbreiterung der Blätterbasen des unteren Wirtels bestimmt: jenes erste Blatt entsteht über der weitesten Lücke zwischen den Rändern der Einfügungsstellen der Blätter des unteren Wirtels. Bei der Mehrzahl der Pflanzen mit decussirt zwei- oder dreigliedriger Blattstellung verbreitert sich jedes Blatt stärker an der einen, an sämmtlichen Blättern eines Sprosses die nämliche Richtung zur Stängelachse (rechts oder links) einhaltenden Rande seiner Basis. Die Verbreiternng des im Wachsthum geförderten Randes eilt in der frühen Jugend des Blattes derjenigen des anderen Randes erheblich voraus. Später wird sie von diesem beinahe wieder eingeholt. So bei Caryophylleen, Rubiaceen, Apocyneen, Asclepiadeen, Labiaten (Fig. 98, S. 471)[1]. Wenn hier die Anlegung des ersten Blattes eines neuen Wirtels beginnt, hat das 1te Blatt des nächstunteren Wirtels seine Basis beiderseits beträchtlich verbreitert; die Verbreiterung der einen Seitenhälfte *a* ist von der der anderen *b* bereits ziemlich eingeholt. Das zweite Blatt desselben Wirtels, einseitig erheblich überwiegend verbreitert, lässt zwischen seiner breiteren Seitenhälfte *a* und der gegenüberstehenden Hälfte *b* des 1ten Blattes einen minder breiten Raum, als zwischen der geförderten Hälfte *a* der Basis des 1ten und der nicht geförderten *b* des 2ten Blattes. Ueber der Lücke zwischen diesen letzteren beiden tritt das 1te Blatt des neuen Wirtels hervor. Indem dieses Verhältniss von Wirtel zu Wirtel sich wiederholt, kommt das 1te Blatt des 3ten Wirtels über das 2te des 1ten zu stehen; erst der 5te Wirtel stellt sein 1tes Blatt über das 1te des 1ten Wirtels. Analog verhalten sich alternirende 3gliedrige Wirtel solcher Gewächse (wie Nerium sie normaler Weise, Coffea als Abnormität ausbildet). Hier ist die Lücke zwischen Rand *b* des 1ten Blatts und Rand *a* des 3ten Blatts jedes Wirtels zur Zeit des Auftretens des 1ten Blatts des nächsthöheren Wirtels grösser, als die beiden anderen Lücken; die nachträglich etwas gesteigerte Verbreiterung des Randes *b* des 2ten Blatts hat die Lücke zwischen ihm und Blatt 1 zur engsten gemacht; die Lücke zwischen Blatt 2 und 3 ist in Folge der bereits starken Verbreiterung der Hälfte *a* des 2ten Blatts etwas enger geworden, als die zwischen dem Rand *a* des Blatts 3 und *b* des Blatts 1; über letzteren tritt das 1te Blatt des nächsthöheren Wirtels hervor. Verbindet man die Insertionen der ersten Blätter einer Reihe von zwei- oder dreigliedrigen derartigen Wirteln, so stellt die Verbindungslinie eine fortlaufende Schraubenlinie dar, welche von Wirtel zu Wirtel ein Viertheil des Stängelumfanges umkreiset. — Sehr haufig sind die lateralen Sprossen, welche dicht über der Mittellinie des ersten Blattes jedes Wirtels angelegt wurden in der Entwickelung begünstigt;

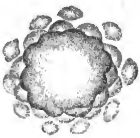


Fig. 136.

Fig. 136. Scheitel der Achse einer Infloreszenzanlage von Amorpha fruticosa, Anfang April. Divergenz der Blüthen $^2/_{21}$.

[1] Vergleiche auch die Darlegung und die Abbildungen N. J. C. Müller's, in Pringsheim's Jahrbüchern, 5, Taf. 31, 32, 36.

nicht selten sind sie allein entwickelt, der Axillarspross des gegenüberstehenden Blatts ist verkümmert. In der Aufeinanderfolge dieser stärker oder allein entwickelten Seitenachsen drückt sich dann ebenfalls die fortlaufende Schraubenlinie aus; sehr deutlich bei vielen Stellaten und Alsineen [1]).

In der zweiten Reihe von Pflanzen mit zwei- oder dreigliedrig decussirter Blattstellung, bei Fraxinus, Syringa, Juniperus, Cupressus, Thuja, Biota z. B., liegt die stärkere Verbreiterung der Einfügungsstellen der zwei Blätter jedes Wirtels, auf die Achse des Stängels bezogen in entgegengesetzter, auf einen ausserhalb der Pflanze liegenden Punkt bezogen in gleicher Richtung. Beide Blätter verbreitern z. B., an gegen den Horizont geneigten Achsen, die nach Oben gewendeten Hälften ihres Grundes in höherem Maasse [2]). Die Lücke zwischen den nach unten gewendeten Rändern bleibt die weitere. Ueber ihr erscheint das erste Blatt des nächsten Wirtels. Somit steht das 1te Blatt schon des 3ten Wirtels über dem 1ten Blatte des 1ten Wirtels. Die Verbindungslinien der ersten Blätter einer Reihe solcher Wirtel sind Zickzacklinien, welche von Wirtel zu Wirtel in der Richtung umspringen, und an demselben Quadranten des Stängels von dessen

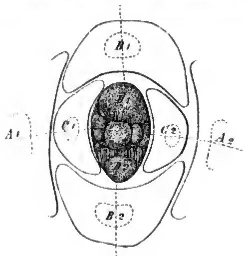


Fig. 137.

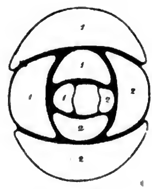


Fig. 138.

Basis zur Spitze emporsteigen (Fig. 137, 138). Entwickeln derartige Gewächse dreigliedrige Wirtel, wie die meisten Arten von Juniperus, Cupressus, — ein Fall, der bei Fraxinus excelsior als nicht seltene Ausnahme vorkommt — so sind ebenfalls die stärker verbreiterten Basen aller Blätter nach einer Richtung (nach Oben) gewendet. Zur Zeit des Auftretens des 1ten Blatts eines neuen Wirtels ist diejenige Lücke zwischen zwei Blättern des nächstunteren die weiteste der 3 vorhandenen, welche zwischen einander zugekehrten minder verbreiterten Rändern liegt. Ueber ihr entsteht das 1te Blatt des neuen Wirtels; das 2te desselben über der nächstbreiten Lücke, so dass die Richtung der Aufeinanderfolge der drei Glieder jedes Wirtels von einem Wirtel zum nächsten Wirtel umsetzen kann, aber nicht nothwendig umsetzen

Fig. 137. Querdurchschnitt einer Blattknospe von Fraxinus excelsior.
Fig. 138. Ebensolches Präparat von Cupressus fastigiata.

1) C. Schimper, über Symphytum, p. 86

2) Die Medianebene keiner Blattreihe solcher Sprossen fällt dauernd mit einer durch die Längsachse des Sprosses gelegten Verticalebene zusammen; vgl. § 23.

muss (Fig. 139). Sie kann in successiven Wirteln durchgehends gleichsinnig sein; und im 2ten und 3ten auf einen gegebenen 1ten folgenden Wirtel muss sie gleichsinnig sein, wenn sie im 2ten dem 1ten widersinnig war (vergl. § 23)[1]. Die axillar zu den Blättern der oberen Längshälfte des Stängels stehenden Knospen sind hier die in der Entwickelung geförderten; eine Erscheinung, die bei Juniperus sehr auffällig hervortritt.

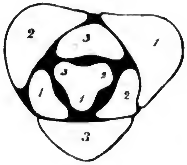


Fig. 139.

Entstehen nach und über weniggliedrigen einfachen oder zusammengesetzten Wirteln neue, zusammengesetzte Wirtel von grösserer Gliederzahl, so erscheinen die zuerst auftretenden Glieder der letzteren in den weitesten Lücken zwischen den Gliedern der ersteren. Der Entwickelungsgang der Staubblätter der Papaveraceen (S. 473) bietet die schlagendsten Beispiele hierfür. Insbesondere instructiv sind die Formen, deren Staubblätter in verschiedenen Knospen eine verschiedenartige Entstehungsfolge zeigen, wie Eschscholtzia californica und Glaucium luteum. Sind bei dem Auftreten der ersten Staubblätter die 4 Kronenblätter sehr gleichmässig entwickelt, so zeigen sich die ersten Staubblätter in den 4 Lücken zwischen denselben; bei langsamer Entwickelung einzeln, bei rapider paarweis. Ist dagegen das äussere Kronenblattpaar in der Entwickelung dem Inneren erheblich voraus, so kommen die ersten Staubblätter in der Mitte der beiden Lücken zwischen den Seitenrändern dieses inneren Paares, vor der Mediane der äusseren Kronenblätter zum Vorschein; bei Eschscholtzia einzeln, bei Glaucium (in den bis jetzt beobachteten Fällen) paarweise.

Achsen, welche in blattlosem Zustande eine Förderung des peripherischen Wachsthums nach bestimmten Richtungen zeigen, behalten diese Förderung auch in den älteren beblätterten Theilen noch eine Zeitlang bei. Die blattlosen Achsenenden der Equiseten fördern das peripherische Wachsthum in 3, von einander um 120° divergirenden Richtungen. Auf diesen Richtungen stehen die Scheidewände senkrecht, welche von der Scheitelzelle Gliederzellen abscheiden. Der Querschnitt der Region dicht unter dem Stängelscheitel ist zwar nur sehr stumpf dreieckig, aber doch nicht genau kreisrund; die Theilungswände der Scheitelzelle stehen zu den Seiten des Dreiecks in rechten Winkeln. Zeitweilig ist in je einer der drei geförderten Richtungen das Wachsthum am intensivsten. Sie lösen sich in der Intensität periodisch und in schraubenliniger Succession ab; der Ablauf jeder Periode wird durch die Bildung einer Scheidewand in der Scheitelzelle bezeichnet. Kräftige Sprossen der Arten mit zahlreichen Gliedern der Blattwirtel legen die Wirtel relativ armgliedrig an, meist 7 gliedrig. Es erheben sich aus dem gleichhohen Rande der ringwallförmigen Anlage des Blattwirtels 7 gleichweit von einander entfernte Zähne. Die nach drei Richtungen von vorn herein gesteigerte Intensität des Dickenwachsthums setzt sich in die Region der Knospe nach ab-

Fig. 139. Querdurchschnitt einer Blattknospe von Juniperus Sabina, von einem Sprosse mit dreigliedrig decussirter Blattstellung.

[1] Vergl. auch N. J. C. Müller's Figur, Pringsh. Jahrb. 5, Taf. 28, Fig. 15.

wärts fort, welche bereits Anlagen von Blattwirteln trägt. In der einen Richtung, nach welcher sie in einer gegebenen Stängelzone prädominirt, wird sie zwei der vorhandenen Blätter des Quirls besonders weit auseinander rücken. Bis tief herab (bei starken Sprossen des Equis. limosum bis zum 10ten oder 12ten Wirtel von der Spitze rückwärts) ist in den Anlagen der scheidigen Blattquirle das Streben vorhanden, neue Zähne hervorzubringen. Sie sprossen aus den besonders stark erweiterten Lücken zwischen den vorhandenen Blättern hervor; der Art, dass die Zahl der Blätter der Quirle sehr allmälig sich mehrt (in der Knospe, deren Querschnitt beistehende Figur darstellt, ist die Zahl der Blätter der von oben nach unten einander folgenden Wirtel 0, 7, 8, 8, 9, 10). Der Richtungen, nach denen hin neue Blätter zwischen vorhandene eingeschaltet werden, sind drei differente. Sie divergiren von einander mehr oder minder genau um 120°, meist um einen grösseren Winkel (vergl. S. 496). — In wesentlich ähnlicher Weise erfolgt eine Zunahme der Gliederzahl der Blattwirtel bei Hippuris vulgaris und bei den Casuarinen mit vielgliedrigen Blattwirteln. Die Lücken auf einander folgender Wirtel, in welche ein neues Blatt eingeschaltet wird, divergiren hier sehr genau um 120°.

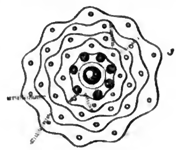


Fig. 140.

Einreihung an intercalaren Vegetationspunkten unterhalb vorhandener Blätter gebildeter neuer Blätter in die vorhandene Stellung. Tritt eine, vom Stängelscheitel und von der Insertion der obersten Blätter rückwärts gelegene Zone einer blättertragendenen Achse in den Zustand eines tertiären, blätterbildenden Vegetationspunkts, so richtet sich die Stellung der ersten Blätter, welche dieses eingeschaltete gürtelförmige Bildungsgewebe entwickelt, nach der Anordnung der in Richtung parallel der Achse ihnen nächsten älteren Blätter; sie treten über oder unter den Interstitien derselben hervor. Es gränzen dem oberen wie dem unteren Rande der neue Blätter bildenden Zone Kreise älterer Blätter an. Entwickeln sich die ersten neuen Blätter nahe an dem unteren Rande der Zone, so stehen sie über den Interstitien der Blätter des unter derselben befindlichen Kreises. So der erste Umgang von Blättern der Cupula von Quercus (S. 465), so der fünfgliedrige Wirtel der Petala von Tilia, Androsaemum officinale, Hypericum calycinum, welche nach (nicht vor) der Anlegung der fünf mit den Kelchblättern alternirenden Staubblätter an einem intercalar in die Länge wachsenden Gürtel der Blüthenachse dicht über der Insertion der Kelchblätter und über den Lücken zwischen denselben angelegt werden [1]. Aehnlich verhält

Fig. 140. Querschnitt der centralen Region einer überwinternden vegetativen Knospe des Equisetum limosum. Der Achsenscheitel und die zwei jüngsten Blattwirtel sind vom Schnitte nicht verletzt, die weiter nach aussen liegenden Wirtel dicht unter den Spitzen ihrer Blätter durchschnitten. Die Richtungen, nach welchen hin neue Scheidenzähne zwischen ältere eingeschaltet werden, sind durch Paare von Schattenstreifen bezeichnet. Die zweite divergirt von der ersten um 150°, die dritte von der zweiten um 153°. Häufig ist die Divergenz geringer.

1) Ich finde die entgegenstehende Angabe Payer's, welcher die Stamina composita dieser Pflanzen nach und über den Petalis entstehen lässt, in der Natur nicht begründet. Die von Payer als Petala gedeuteten umfangreichen Höcker dicht unter dem Blüthenachsenscheitel von Hypericineen (Organogénie, Taf. 1, Fig. 2, 19) sind offenbar die Anlagen der Stamina. Bei

es sich mit der Anlegung der inneren (morphologisch oberen) Staubblattwirtel derjenigen Rosaceen, welche — wie Rosa, Rubus u. A. — nach Anlegung des ersten Kreises von Fruchtblättern noch Staubblattkreise auf der untersten Zone der Innenböschung des hohlen Theils der Blüthenachse bilden. Die Staubblätter jedes neuen Kreises entstehen dicht an denen des vorhergehenden Kreises, und vor den Lücken derselben. Sind einzelne Lücken besonders eng, so unterbleibt vor diesen die Bildung neuer Blätter; sind sie sehr weit, so kommen zwei neue Blätter in die Lücke zu stehen, indem je eines vor dem Interstitium zwischen dem einseitig die weite Lücke begränzenden Staubblatte, und dem Blatte des nächst äusseren Kreises sich stellt, so dass ungleichzählige Wirtel mit einander abwechseln (S. 476). — Den umgekehrten Fall bieten in grossem Maassstabe Cistus, Capparis und Camellia dar. Während und nach Anlegung des obersten, mit den Kronenblättern alternirenden und diesen gleichzähligen Wirtels von Staubblättern wird der Gürtel der Achse zwischen Kronen- und ersten Staubblättern durch intercalares Wachsthum zu einer wulstigen Anschwellung. An dieser tritt, dicht unter dem obersten Staubblattkreise und in Alternation mit ihm, ein zweiter Staubblattkreis hervor; — beide zusammen bilden einen zusammengesetzten Wirtel von doppelter Gliederzahl. Nach diesem entstehen, in absteigender Folge, alternirende gleichgliedrige Wirtel bis zur Erreichung der Vollzahl der Staubblätter (S. 467). In kleinerem Maassstabe kommt Aehnliches bei den Oxalideen und Geraniaceen vor. Der erste Staubblattwirtel wird mit dem Kronenblattwirtel alternirend angelegt. Dann wird der Achsengürtel zwischen beiden durch intercalares Wachsthum erhöht, und es sprossen aus ihm neue Blattgebilde hervor; bei Oxalis, Geranium, Pelargonium und Erodium dicht unter den Staubblättern ein ihnen an Gliederzahl gleicher und mit ihnen alternirender Wirtel, dessen Blätter den Kronenblättern opponirt sind, und bei Erodium sich kronenblattartig, bei den übrigen Formen zu einem äusseren Kreise kleinerer Staubblätter entwickeln. Bei Monsonia ovata entwickelt der eingeschaltete gürtelförmige Vegetationspunkt in seiner Mittelgegend Blätter, und zwar in jedem Interstitium zwischen einem Staub- und einem Kronenblatte eines, so dass unter dem ersten fünfgliedrigen Staubblattkreis ein äusserer zehngliedriger entsteht: ein Uebergang zur Bildung zusammengesetzter Staubblätter [1]). Ebenso wird bei den Myrtaceen der mit den Blättern des Kelchs alternirende Wirtel der Kronenblätter erst nach Anlegung der, gleichfalls mit den Kelchblättern alternirenden zusammengesetzten Staubblätter angelegt, und zwar dicht an den Kelchblättern [2]). Erst lange nach Hervortreten der Staubblätter bilden sich die Lodiculae der Gräser. Die anscheinende Gleichzeitigkeit der Anlegung der beiden, einander superponirten gleichzähligen Wirtel der Staub- und Kronenblätter (bei den apetalen Formen der Staub- und Kelchblätter) der Primulaceen und Plumbagineen ist sehr wahrscheinlich gleichfalls eine nachträgliche Einschaltung der Kronenblätter zwischen den lange zuvor gebildeten Wirtel der Kelchblätter, und den ganz vor Kurzem angelegten Wirtel der Stamina.

Weitere Ausnahmen von dem (aus der Regel, dass ein neues Blatt über oder unter der Lücke zwischen den beiden benachbarten nächstälteren Blättern sich bildet, folgenden) Satze,

---

Tilia vulgaris und T. argentea finde ich die 5 grossen stumpfen staminalen Höcker bereits angelegt, bevor unter ihnen die kleinen spitzlichen Protuberanzen sichtbar werden, welche die ersten Anlagen der Petala sind.

1) Payer, Organogénie, Taf. 11—13. — 2) Ebend. p. 460, Taf. 98.

dass einander nächstbenachbarte gleichzählige Wirtel alterniren, sind selten und zweifelhafter Natur; die meisten derselben bedürfen noch näherer Untersuchung. Bei den Ericaceen, den meisten Crassulaceen, wie Sedum und Sempervivum, ist der Fruchtblattwirtel dem inneren Staubblattwirtel opponirt. Mir scheint, dass letzterer erst nach Anlegung der Karpelle zwischen diese und den äusseren Staubblattkreis eingeschaltet wird [1]). Doch sind meine Beobachtungen bisher unvollständig geblieben. Bei den Lasiopetaleen und Hermannieen sind die Staubblätter den Kronenblättern opponirt [2]). Ich vermuthe, dass hier ein ähnliches Verhältniss obwaltet, wie bei den Tiliaceen und Hypericineen. — Die Malvaceen, welche nach Payer's Darstellung [3]) einander opponirte fünfgliedrige Wirtel von Kronen- und zusammengesetzten Staubblättern haben sollen (wozu bei Kitaibelia und Malope noch ein diesen opponirter dritter Wirtel von fünf zusammengesetzten, fingerförmig getheilten Fruchtblättern kommen würde) gehören nicht auch nur zu den scheinbaren Ausnahmsfällen. Die zusammengesetzten Stamina alterniren mit den Kronenblättern. Payer nimmt irrthümlich die verwachsenen Seitenränder je zweier Staubblätter für die Mediane eines Staubblatts, wie dies im 3ten Bande dieses Buches an jungen Staubblattröhren von Kitaibelia und Althaea gezeigt werden wird.

Sind seitliche Achsen von einem Blatte der Hauptachse gestützt, und entstehen die ersten Blätter (oder das erste Blatt) der Seitenachse frühzeitig nach deren Anlegung, nahe über deren Ursprungsstelle, so wird die Stellung dieser ersten Blätter durch das Maass der Verbreiterung des Stützblattes bestimmt. — Das erste Blatt seitlicher Achsen monokotyledoner Pflanzen entsteht gemeinhin sehr zeitig, noch bevor die laterale Achse eine irgend erhebliche Längsentwickelung erlangt hat. Der Ort seines Hervortretens ist beeinflusst von dem Breitenwachsthum der Basis des Blattes, aus dessen Achsel der Seitenzweig sich erhebt. Verbreiterte sich die Basis des Stützblattes gleichmässig bis zu dem Zeitpunkte der Bildung des ersten Blattes des Seitenzweigs, so entspringt dieses erste Blatt der Mediane des Stützblatts gegenüber, an der Kante, welche der Hauptachse zugekehrt ist. So verhält es sich bei den meisten Monokotyledonen, bei solchen mit zweizeiliger Blattstellung sowohl, als bei solchen mit schrägzeiliger, und an vegetativen Zweigen ebenso wie an Blüthenachsen. Beispiele: Gramineen, Iris, Gladiolus, Tradescantia [4]); vegetative Seitenachsen von Chlorophytum Gayanum, Dracaena marginata, Pandanus graminifolius. Anders aber, wenn das Breitenwachsthum des Grundes des Stützblatts einseitig gefördert ist. Dann kommt das erste Blatt der Seitenachse seitwärts, dem Rande der schmäleren Seitenhälfte des Stützblatts genähert zu stehen. Und zwar weit seitlich, auch wenn die Ungleichheit der Verbreiterung der Stützblattspreite nur mässig ist. Es wird das erste Blatt der Seitenachse nicht blos in die Mitte der Lücke zwischen den Rändern des Stützblattes, sondern in die Mitte der Lücke zwischen der Hauptachse, und dem minder verbreiterten Seitenrande des Stützblattes gerückt. — Das Stützblatt jeder Blüthe von Lilium verbreitert seine Basis stärker an dem, dem nächstälteren Blatte der Hauptachse zugewendeten Rande. Das erste Blatt der Blüthenachse (das einzige Vorblatt der Blüthe) steht schräg nach hinten, das erste Blatt des äusseren Perigonkreises ihm gegenüber, schräg nach vorn; die ganze Blüthe steht schief

1) Entgegen der Darstellung Payer's, Organogénie, Taf. 79 u, 118. — Scheitelansichten der Blüthenachsen können in solchen Fragen leicht irre führen, es bedarf der Untersuchung von Längsdurchschnitten. — 2) Payer, Ebend. Taf. 9. — 3) Ebend. Taf. 6—8.

4) Bei letzterer nur an vegetativen Auszweigungen. In der Inflorescenz der Commelyneen steht das erste Blatt jeder Seitenachse dem minder verbreiterten Rande des Stützblattes genähert, ähnlich wie bei Asphodelus.

in der Achsel des Stützblattes (Fig. 141) [1]. Das gleiche Verhältniss besteht bei Asphodelus luteus und bei Hemerocallis fulva und lutea, bei denen aus der Achsel des Vorblatts eine Seitenachse sich entwickelt, welche sich bei Asphodelus als Wickel, bei Hemerocallis als Schraubel weiter verzweigt. Die in den Achseln des Vorblatts der ersten Blüthe stehenden Auszweigungssysteme werden durch das rasche Dickenwachsthum der Achsen höherer Ordnung nach vorn (aussen) gedrängt; das Vorblatt der jeweiligen Endblüthe aber steht schief nach hinten. Die nämliche Bewandtniss hat es mit der Stellung des Vorblatts der ersten Blüthe der Partialinflorescenzen (der einzelnen Wickel) von Canna [2]. — Die Blüthenachsen von Aloë, Acorus, Butomus, von Orchideen bilden ihr erstes Blatt als eines der Glieder des äusseren Kreises des Perigons aus. Dieses steht seitlich von der Mediane der Blüthe nach hinten, der schmäleren Seitenhälfte des an der Basis ungleich in die Breite gewachsenen Stützblatts genähert (das zweite Blatt desselben Kreises steht um $^1/_3$ des Achsenumfangs vom ersten entfernt ebenfalls seitlich nach hinten, das dritte median nach vorn).

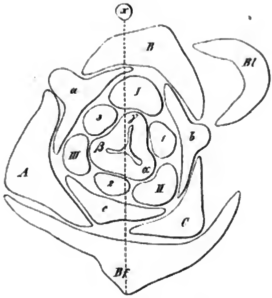


Fig. 141.

Seitliche Achsen von Dikotyledonen und Gymnospermen bilden gemeinhin ihre ersten Blätter (die sogenannten Vorblätter) als einen zweigliedrigen Wirtel, relativ spät aus, nachdem die Seitenachse eine nicht unerhebliche Länge erreicht hat. Diese Blätter stehen dann einander gegenüber, nach der Divergenz $^1/_2$ seitlich am Spross, rechts und links von der Hauptachse. Ihre Stellung ist entweder gleichmässig beeinflusst, oder unbeeinflusst von dem Stützblatte. So z. B. Laubzweige von Pinus Abies L., Taxus baccata, Petroselinum sativum, Foeniculum officinale, Tilia, Celtis, Cytisus Laburnum, Cicer arietinum. Ist die Seitenachse steil aufgerichtet, und so mit ihrer der Hauptachse zugewendeten Kante dieser, unter Abplattung beider oder Aushöhlung der Hauptachse fest angedrückt, so sind die Ursprungsstellen beider Vorblätter nach vorn gedrängt. Ihre Medianebenen divergiren von derjenigen des Stützblatts um weniger als 90°. So an Laubzweigen von Rosa, Prunus, Quercus, Salix (Fig. 142), Populus, Euphorbia und vielen Anderen.

Fig. 141. Durchschnitt einer jungen Blüthenknospe nebst Vor- und Stützblatt von Lilium candidum, Mitte April. *B* Stützblatt; *Bl* Vorblatt; *A B C* die Blätter der äusseren, *a b c* die des inneren Kreises des Perigons *I II III* die des äusseren, 1 2 3 die des inneren Staubblattkreises; *α β γ* Fruchtblätter.

---

1) Schimper, Ueber Symphytum Zeyheri; siehe auch Payer, Organogénie, Taf. 135 fg. 30—39.

2) Wie dies auch aus einzelnen der Abbildungen Payer's zu ersehen ist: Organogénie, Taf. 145, Fig. 1, 3.

Häufig indess befinden sich die Entstehungsorte der Vorblätter in Beziehung zur Entwickelungsweise der Stützblattbasis. Oefters so, dass das erste Vorblatt, sehr zeitig nach Anlegung des Seitenzweigs hervortretend, dem minder verbreiterten

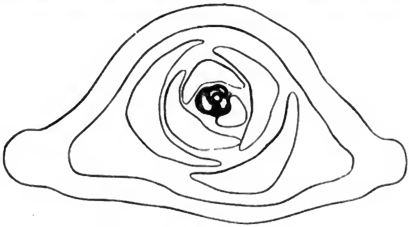


Fig. 142.

Seitenrande des Stützblattes genähert ist und schief nach hinten steht. Seine Medianebene bildet dann mit derjenigen des Stützblatts einen Winkel von mehr als 90°, z. B. einen von beiläufig 100° bei Laubzweigen von Campanula rapunculoïdes, von etwa 110° bei den Seitenblüthen sehr vieler Dikotyledonen; u. v. A. bei Ranunculus, Thalictrum, Delphinium, Rubus; von annähernd 120° bei den Seitenblüthen von Campanula. Treten dicht über dem Stützblatt zwei Vorblätter simultan und gleichhoch an der Seitenachse auf, so theilen sie sich in den Bogen der Peripherie derselben, welcher über den beiden Seitenrändern des Stützblatts liegt. Die Medianebenen beider divergiren dann um mehr als 120° von derjenigen des Stützblatts, und beide um annähernd den gleichen Winkel: um etwa 130° die Vorblätter der Blüthen von Lobelia bicolor. Das erste Blatt des Kelchs entsteht

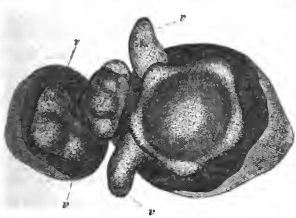


Fig. 143.

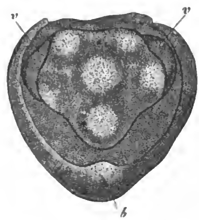


Fig. 144.

median nach vorn an der Blüthenachse, wenn die Verbreiterung der einander abgewendeten Ränder des Grundes der zwei Vorblätter gleichmässig ist: so bei Campanula und Lobelia (Fig. 142, 143). Verbreitert sich dagegen der nach vorn

Fig. 142. Querdurchschnitt einer blattachselständigen Knospe der Salix caprea. Die untere Fläche ist die dem Stützblatt zugewendete; die beiden Vorblätter sind verwachsen.

Fig. 143. Scheitelansicht eines Inflorescenzendes der Lobelia bicolor mit mehreren Blüthenknospen verschiedener Entwickelung.

Fig. 144. Scheitelansicht einer jungen Blüthenknospe der Campanula bononiensis.

gewendete Rand des einen Vorblatts stärker, als der andere, so kommt das erste Kelchblatt fünfgliedriger Blüthen schräg nach vorn, das zweite median nach hinten zu stehen: so bei der grossen Mehrzahl dikotyledoner Blüthen.

Es beschränkt sich die Einschaltung neuer Sprossungen in (über oder unter) die Lücken gleichartiger zuvor gebildeter Sprossungen nicht auf Seitenachsen und Blätter. Auch die Blättchen gewisser zusammengesetzter Blätter zeigen eine derartige Entstehungsfolge: so die Abschnitte der Stamina composita von Sparmannia, Hypericum, Mesembryanthemum. Ebenso viele Ovula: die seitlichen Eychen der zusammengesetzten Eysprossen der Orchideen, des Cytinus Hypocistis z. B., ferner die Ovula von Papaver, Glaucium, Nymphaea, Passiflora, von Saxifrageen, Myrtaceen. Nicht minder viele Haargebilde; besonders deutlich die Spreuschuppen der Farrnkräuter, deren Anordnung an kriechenden Polypodiaceenstämmen (Niphobolus Lingua, Polypodium aureum z. B.) oft eine streng regelmässig quincunciale ist.

Das Auftreten der neuen seitlichen Sprossungen über der weitesten der Lücken zwischen den nächstbenachbarten älteren gleichartigen Sprossungen derselben Achse ist eine Erscheinung von nahezu vollständiger Allgemeinheit. Es muss eine gemeinsame Ursache ihr zu Grunde liegen. Sei in Bezug auf dieselbe eine Hypothese gestattet. Wenn in einer gegebenen Zone eines Vegetationspunktes eine von dessen Längsachse divergirende Wachsthumsrichtung, ein Streben nach seitlicher Ausbreitung der Masse neu sich einstellt, so wird die Festigkeit der (die Zellmembranen des Innern überall an Festigkeit übertreffenden) freien Aussenwände der Zellen der Oberfläche dem Hervortreten der neuen Sprossung einen gewissen Widerstand entgegen setzen. Ist dieser Widerstand nicht in allen Punkten gleich; ist die Membran der freien Aussenfläche an einer Stelle dehnbarer als an den übrigen, so wird die Sprossung an dem Orte dieser grössten Dehnbarkeit über die Fläche der Achse sich erheben. An denjenigen Stellen, welche den letztzuvor gebildeten Sprossungen am nächsten liegen, hat jene Membran während der Entwickelung dieser Zweige oder Blätter schon eine beträchtliche Dehnung erfahren. Die Ausstülpung der freien Aussenfläche durch die Thätigkeit der von ihr umschlossenen Masse musste auch auf die nächste Umgebung der sich bildenden Protuberanzen zerrend und dehnend wirken. Die Dehnbarkeit wird hier fortan die geringste sein. Auf den Ort der Aussenfläche der betreffenden Zone, welcher den Gränzen der letztentstandenen Sprossungen am fernsten liegt, hat jene Zerrung am wenigsten gewirkt. Hier ist die Stelle des geringsten Widerstands gegen das Streben zur Bildung einer neuen Ausstülpung; hier wird die neue Sprossung zum Durchbruch kommen auch dann, wenn ihre im Wesen der wachsenden Masse begründete ursprüngliche Richtung in einem weit geöffneten Winkel von dem (auf die Stängelachse bezogenen) Radius der dehnbarsten Stelle der Aussenfläche des Vegetationspunkts divergirt.

§ 12.

Verhältniss neu auftretender Wachsthumsrichtungen zu den Richtungen der Zellvermehrung in den Vegetationspunkten [1]).

In allen wachsenden mehrzelligen pflanzlichen Gebilden geht Zunahme des Volumens der Vermehrung der Zellenzahl voraus. Es erweitern sich die eine, oder die mehreren, oder die vielen Zellen des Vegetationspunkts, in denen Fächerung durch Scheidewandbildung vor sich gehen soll, und dann erst werden die betreffenden Zellen durch Scheidewände getheilt, welche senkrecht sind auf der Richtung der stärksten vorausgegangenen Zunahme des Zellendurchmessers. Wenn die Substanz des Vegetationspunkts eine neue Wachsthumsrichtung einschlägt, so bilden die Membranen der Zellen eines Theiles seiner Aussenfläche Ausstülpungen. Die Ausstülpungen gehören einzelnen Zellen an z. B. bei der Astbildung von Cladophoren, der Blattbildung von Laubmoosen (siehe die Fig. 123—26, 131, S. 490, 492, 494). Erst nachdem die Ausstülpung über die Aussenfläche des Vegetationspunkts um ein bestimmtes, bei verschiedenen Pflanzenformen verschiedenes, aber nirgends sehr niedriges Maass hervorragt, wird ihr Innenraum von dem ursprünglichen Raum der sie tragenden Zelle durch eine Wand geschieden, welche auf der Achse der Hervorragung senkrecht steht. Viele Gewächse, wie Laubmoose, beblätterte Jungermannieen, Charen, Florideen einfacheren Baues, erlauben jede laterale Bildung auf eine einzige Zelle der tragenden Achse zu beziehen und zurückzuführen; und zwar auf eine von der Scheitelzelle der Achse abgeschiedene Glieder- oder Segmentzelle [2]). Bei den Laubmoosen z. B. entspringt jedes Blatt als Ausstülpung der freien Aussenwand einer Segmentzelle; wird eine Seitenachse angelegt, so erhebt sich aus der Segmentzelle vor Anlegung des Blatts, nahe am einen Seitenrande der Segmentzelle eine wenig umfängliche Protuberanz von kreisförmigem Querschnitte, die einzellige Anlage des neuen Astes, nach deren Hervortreten erst der Rest der freien Aussenwand der betreffenden Segmentzelle zur Anlage eines Blattes nach Aussen sich wölbt [3]). Es giebt bei den meisten Laubmoosen jede Segmentzelle des e n t w i c k e l t e n Stammes einem Blatte Ursprung (vergl. die Figuren 75—77, S. 456). Aber dass nicht nothwendig jede Segmentzelle ein Blatt bilden muss, dass nicht darum, weil sie ein in gewisser Beziehung selbstständiges Einzelwesen sei, ihr das Vermögen zur Entwickelung je eines Blattes innewohne, geht klärlich daraus hervor, dass die jungen Anlagen von beblätterten Achsen zu eiförmigen oder paraboloïdischen Zellgewebsmassen werden, von der einzigen umgekehrt-dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle eine lange Reihenfolge von Segmentzellen abscheidend, deren keine ein Blatt entwickelt (Fig. 145); ferner daraus, dass (ohne Aenderung der Art der Zellvermehrung im wach-

---

1) Dieser Gegenstand ist im ersten Abschnitte des vorliegenden Bandes, S. 125, vom Standpunkte der Zellenbildung in ihrem Verhältniss zum allgemeinen Wachsthum des Pflanzenkörpers betrachtet worden. Hier soll es vom entgegengesetzten Standpunkte aus geschehen.

2) Pringsheim hat zweckmässig für Gliederzelle den Ausdruck S e g m e n t z e l l e, für die aus Vermehrung einer Segmentzelle hervorgegangene Gewebspartie einer Achse den Ausdruck S t ä n g e l s e g m e n t eingeführt (seine Jahrbücher, 3, p. 491). Im Folgenden sollen diese Ausdrücke regelmässig gebraucht werden.

3) Hofmeister, in Pringsh. Jahrb. 3, p. 271.

senden Stängelscheitel) an den Enden mancher, unter die Bodenfläche dringender Stängel der Jungermannia bicuspidata die Blattbildung aufhört, die am hinteren, älteren Theile desselben Stängels stattfand; — endlich daraus, dass bei den Jungermannieen, welche keine sogenannten Unterblätter besitzen, von den drei Längsreihen von Segmentzellen, welche von der umgekehrt-dreiseitig-pyramidalen Scheitelzelle des Stängels durch successive Fächerung derselben, mittelst je einer ihren drei Seitenflächen paralleler Scheidewände, abgeschieden werden, nur die beiden nach oben gewendeten Reihen Blätter entwickeln; die dritte der Unterlage zugekehrte nicht. So bei Plagiochila asplenioïdes, Jungermannia bicuspidata, Radula complanata [1]).

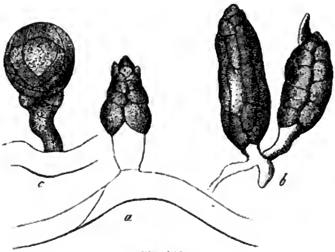


Fig. 145.

Keine der Gefässpflanzen, deren Achsenenden von einer einzigen Scheitelzelle bestimmter Form gekrönt sind, lässt die Annahme zu, dass aus jeder von der Scheitelzelle abgeschiedenen Segmentzelle ein Blatt gebildet werde. Selbst bei denjenigen Polypodiaceen, welche — wie Aspidium filix mas, Asp. spinulosum — häufig eine Uebereinstimmung der Winkel der Seitenkanten der dreiseitig-umgekehrt-pyramidalen Scheitelzelle des Stammes und den Divergenzwinkel zweier consecutiver Blätter zeigen (S. 136), ist es, der Anordnung der Zellen eines solchen Achsenendes nach, nicht möglich, den Versuch des Nachweises der Entstehung eines Blattes aus jedem Stängelsegment durchzuführen. Wenn auch die Umgränzung schon des drittjüngsten, und noch mehr die der folgenden Stängelsegmente eine sehr undeutliche und zweifelhafte ist, so lehrt doch der Augenschein (Fig. 146), dass zwischen der Anlage des jüngsten über das Achsenende bereits erhabenen Blattes

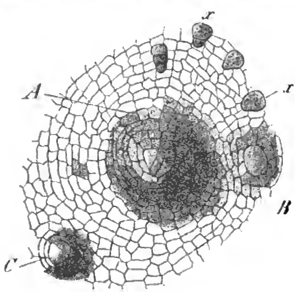


Fig. 146.

Fig. 145. Unterirdische Vorkeimfäden der Schistostega osmundacea, mit ihnen aufsitzenden Anlagen von Stämmchen; *a* im ersten Beginne der Anlegung dreier Blätter; *b* das Stämmchen links noch blattlos, das rechts in Blattbildung begriffen; *c* ein zur Ebene des Papiers senkrecht gekrümmtes Stämmchen, noch blattlos, dessen Scheitel gesehen wird.

Fig. 146. Scheitel eines Stammes von Aspidium spinulosum, von oben gesehen; *A C* die beiden jüngsten Blätter; *A* die Stelle, an welcher das nächste hervortrelen wird; *x x* Anlagen von Spreuschuppen.

1) Hofmeister, in Pringsheim's Jahrb., 3, Taf. 8, Fig. 8, 10—12.

und dem Achsenscheitel nicht entfernt Raum genug ist für die Vielzahl von Segmenten, die hier hätten eingeschaltet werden müssen, wenn jedes Segment hätte ein Blatt produciren, und die Blattstellung die Divergenz $^5/_{13}$ hätte einhalten sollen. Denn das jüngste Segment ist der Blattanlage *B* ziemlich genau opponirt. Es müssten somit in der Region der Stammspitze, welche von einem durch *B* gelegten Kreis, dessen Centrum der Stammscheitel ist, 13 oder doch 10 Blattanlagen (= Stängelsegmente) vorhanden sein. Ein Blick zeigt, dass davon keine Rede sein kann. Ganz dasselbe gilt von den dreiflächigen, zweischneidigen Scheitelzellen der Achsenenden von Pteris aquilina [1].

Die Abwesenheit bedingender Beeinflussung der Zahl und der Stellung neu zu bildender Blätter durch die Zahl und Form der von der Stängelscheitelzelle abgeschiedenen Segmentzellen tritt bei den meisten Gefässkryptogamen noch viel auffälliger hervor. Polypodium vulgare und P. Dryopteris zeigen bald dreiseitig-pyramidale, bald zweischneidige, von drei Flächen begränzte, Scheitelzellen des Achsenendes. Die Blattstellung ist bei ersterer Art beinahe ausnahmslos, bei letzterer stets zweizeilig. Die Individuen von Isoëtes lacustris mit zweifurchigem Stamme (und deren ist die grosse Mehrzahl) besitzen zweischneidige Scheitelzellen des Stammes. Die Blattstellung junger Pflanzen ist zweizeilig, die älterer schief dreizeilig; die Form der Stammscheitelzelle alter Pflanzen stimmt mit der junger Pflanzen überein (Fig. 147). — Bei den Equiseten scheidet die dreiseitig-umgekehrt-pyramidale Stammscheitelzelle in schraubenliniger Folge Segmentzellen ab, die in frühester Jugend treppenstufenartig zu einander gestellt sind. Auf einer wenig weiter vorgerückten Entwickelungsstufe werden je drei Segmente, die zusammen einen Umgang der schraubenlinigen Succession der Gliederzellen bilden, durch ungleichmässiges Wachsthum der freien Aussenfläche zu einem, zur Stängelachse genau transversalem Gürtel des Stängels. Jeder solche Gürtel entwickelt die ringwulstförmige Anlage eines Blattwirtels [2]; die Zahl der aus diesem zunächst hervorsprossenden Einzelblätter ist bei kräftigen Trieben weder 3, noch ein Multiplum von 3. Und auch bei den schmächtigen Achsen, welche nur drei-

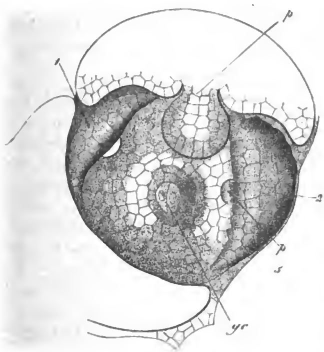


Fig. 147.

Fig. 147. Scheitelansicht der Mittelgegend der quer durchschnittenen Endknospe eines alten Exemplars des Isoëtes lacustris. Die Blätter, deren beide jüngste mit 1, 2 bezeichnet sind, stehen in linkswendiger Schraubenlinie nach der Divergenz $^{13}/_{34}$; die Stammscheitelzelle *gc* hat zweischneidige Form.

1) Man sehe die Abbildungen in Abh. K. S. G. d. W. 5, Taf. 5, 7.
2) Rees, in Pringsh. Jahrb. 6, p. 216.

zähnige Blattscheiden bilden, lassen sich die Einzelblätter nicht auf Stängelsegmente beziehen; denn die Zähne der Blattscheiden alterniren; die Stängelsegmente

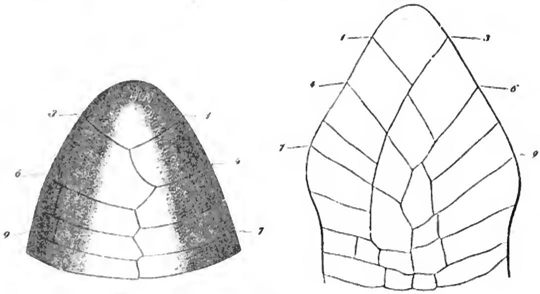


Fig. 148.

aber sind einander superponirt; jene bilden sechs, diese drei der Stängelachse parallele Reihen. — Bei den Selaginellen mit vierzeiligen Blättern bilden die, von der dreiflächigen, einen Ausschnitt eines der grossen Achse parallel abgeplatteten Paraboloïds darstellenden Scheitelzelle abgeschiedenen Stängelsegmente zwei, der Stängelachse parallele Längsreihen. Die Blätter stehen in vier solchen Längsreihen, von denen keine mit den Mittellinien der Segmente zusammen fällt; und es stehen die Blätter der beiden Längszeilen, welche einer Segmentreihe angehören, wechselnd in ungleichen Höhen dem Stängel eingefügt [1]), so dass — gesetzt jedes Segment entwickele ein Blatt, was möglich, aber nicht wahrscheinlich ist — die einen Segmente in einer Richtung ihre blattbildende Thätigkeit äussern müssten, welche der der anderen Segmente derselben Längsreihe nahezu entgegengesetzt wäre. — Bei Salvinia natans bilden die, von der paraboloïdausschnittförmigen Scheitelzelle durch wechselnd nach rechts und nach links geneigte Scheidewände abgeschiedenen Stängelsegmente zwei Längsreihen, welche zahnartig in einander greifen. Jedes Segment theilt sich, bis zum Zeitpunkte der Bildung eines jüngsten Blattes, in 12 Zellen, von denen 4 im Querschnitte sichtbar sind; zweimal zwei in der Seitenansicht an den Gränzen des Segments gegen die Zellen der anderen Längsreihe von Segmenten liegen, während zweimal vier den Mittelstreifen des Segments einnehmen. Jene sind doppelt so hoch als diese. Die Blätter stehen in alternirenden dreigliedrigen Wirteln; je zwei der Blätter, eyförmig ungetheilt, breiten sich auf der Wasserfläche aus (Luftblätter); das dritte,

Fig. 148. *a* Achsenende eines vegetativen Sprosses des Equisetum scirpoïdes Michx. von aussen gesehen. Die oberen Gränzen der Stängelsegmente sind durch Ziffern bezeichnet: das jüngste mit 1. Die Segmente 7 und 9 sind bereits in gleicher Höhe. — *b* Durchschnitt eines eben solchen Achsenendes, durch 2 der Achse parallele, die Scheitelzelle nicht verletzende Schnitte gewonnen.

1) Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 23, 24.

vielgetheilte, hängt ins Wasser hinab (das Wasserblatt). In einer Scheibe des Stängels welche die Höhe eines halben Segments einnimmt (und die selbstverständlich aus den gleichhohen Hälften zweier verschiedenhoher Segmente gebildet ist, und zwar aus der oberen eines älteren, der unteren eines jüngeren Segments) entsteht, an der Stängelseite, welche der Wasseroberfläche zugekehrt ist, bei Anlegung eines Blattwirtels ein Luftblatt aus einer (der obersten) der niedrigen Zellen des jüngeren, höheren Segments; das zweite Luftblatt aus der untersten hohen Zelle der älteren Segmenthälfte, nachdem schon etwas zuvor aus der nach Unten hin seitlich angränzenden Zelle desselben Segments ein Wasserblatt sich entwickelt hat [1]). Jeder Blattwirtel besteht also aus zwei Sprossungen eines, und einer Sprossung des nächstjüngsten Segments; jeder Knoten des Stängels aus Zellen sehr verschiedener Abstammung.

Neue Wachsthumsrichtungen, welche seitlichen Bildungen der verschiedensten Würde, welche Seitenachsen, Blättern, adventiven Wurzeln den Ursprung geben, treten auch an einzelligen Gewächsen auf: an den Caulerpen und anderen Siphoneen. Hier kann selbstverständlich an eine Bedingung der Anlegung seitlicher Sprossungen durch die Bildung bestimmter individueller Zellen nicht gedacht werden. Aber die Annahme einer solchen Bedingtheit ist ganz ebenso unthunlich bei sehr vielzelligen Vegetationspunkten, deren Wachsthum in vielen, auf der jeweiligen Aussenfläche senkrechten Richtungen gleichmässig oder nahezu gleichmässig fortschreitet, der Art, dass die neu hinzukommende Körpermasse die bisherige Aussenfläche in Form des Mantels irgend eines von doppeltgekrümmten Flächen umgebenen Körpers umgiebt, dessen eine Achse mit derjenigen des Vegetationspunkts zusammenfällt. Es ist dann eine Vielzahl von Zellen der Oberfläche des Vegetationspunkts, welche durch, im Allgemeinen den Chorden der freien Aussenfläche parallele, Wände ziemlich gleichzeitig getheilt werden. Eine Scheitelzelle, welche durch Bildung von Segmentzellen alle Zellvermehrung einleitet, kann an solchen Vegetationspunkten nicht unterschieden werden. Auch wenn eine einzige Zelle den Scheitel des Vegetationspunkts einnimmt, ist sie in keinem Durchschnitte parallel der Achse des Vegetationspunkts von dreieckiger Form. Sie ist nach unten hin durch eine, zu jener Achse nahezu rechtwinklige Wand begränzt (Wurzeln von Pflanzen, deren Achsen solche Vegetationspunkte besitzen, sind in der Regel in ihren Vegetationspunkten analog beschaffen). Seitenachsen und Blätter, die an einem solchen Vegetationspunkte sich entwickeln, treten über dessen Aussenfläche in der Weise hervor, dass schon an der ersten Erhebung die freien Aussenwände mehrerer, meist vieler Zellen betheiligt sind. Sehr viele Pflanzen, wohl die Mehrzahl der Phanerogamen, zeigen diese Verhältnisse. Als Beispiele, welche ich nach oft wiederholter genauer Untersuchung für völlig sicher erachte, nenne ich: Tradescantia virginica, Allium Cepa, Quercus Robur (sessiliflora), Castanea vesca, Ribes petraeum, Prunus Avium, Trifolium medium, Vicia Faba, Campanula bononiensis, Beta vulgaris, Lycopodium Selago (letzteres nur in Bezug auf die beblätterten Achsen, nicht auf die Wurzeln [2]). Viele Gewächse, deren Achsenenden von einer zweischneidigen oder ver-

1) Pringsheim, in dessen Jahrb. 2, 496 ff.

2) Vergl. Cramer, in Nägeli u. Cr. Pflanzenphysiol. Unters. 3, p. 11, und in Betreff der Wurzeln Leitgeb in Nägeli, Beitr. z. Bot.

kehrt-pyramidalen Scheitelzelle gekrönt sind, erheben die Anlagen der Blätter als von Anfang an vielzellige Protuberanzen über die Peripherie des Achsenendes, die nicht auf Segmente des Stängels bezogen werden können: Abietineen, Cycadeen, Robinia, Equiseten, Selaginellen. Selbst die Haare der Staubfäden der Centaureen sprossen über die Aussenfläche der Filamente als Protuberanzen zweier aneinander gränzender Zellen der Epidermis hervor; der Durchschnitt der Längsscheidewand des wachsenden zweizelligen Haares mit der freien Aussenwand trifft dessen Scheitel.

Die Erörterung des Verhältnisses seitlicher Bildungen einer Achse zu den einzelnen Zellen oder zu Zellengruppen derselben hat unausgesetzt im Auge zu behalten, dass die Volumenzunahme eines wachsenden mehrzelligen Vegetationspunktes die der Zellenvermehrung desselben vorausgehende Erscheinung ist; dass das Wachsen sich als der ursprüngliche, bedingende Vorgang, die Fächerung der erweiterten Zellen durch neue Scheidewände aber als der darauf folgende, abgeleitete, bedingte Vorgang darstellt (S. 129). Von diesem Standpunkte aus erscheint es vor Allem bedeutungsvoll, dass blatt- und zweiglose, selbst sehr vielzellige Achsen (oder Achsenenden, welche die jüngsten Seitenzweige und Blätter sehr weit überragen) eine höchst einfache Anordnung der Zellen zeigen. Die Zellen stehen in der Achse parallelen Längsreihen. Die oberen und unteren Wände der Zellen sind sammt und sonders zur Achse transversal. Die freien Aussenflächen der Zellen, die nur etwas unterhalb der Scheitelregion sich befinden, haben die Form von Rechtecken oder von Trapezen, deren obere und untere Seiten senkrecht zur Achse des Stängels sind (junge blattlose Achsen von Muscineen, die jungen, noch blattlosen embryonalen Achsen aller darauf untersuchten Phanerogamen, Achsenenden von armblättrigen Farrnkräutern, von Equiseten, Gräsern z. B.). Verwickeltere Anordnung der Zellen, Gruppirung derjenigen der Aussenfläche zu tangentalschiefen Reihen, Schrägheit der seitlichen Wände derselben kommen nur an solchen Achsen vor, welche Blätter tragen, die nach complicirteren Stellungsverhältnissen geordnet sind.

Die Entwickelung der Blattgebilde eilt der Weiterentwickelung der Region des Stängels voraus, aus welcher sie hervorwuchsen (S. 414). Zeitiger, als das Gewebe einer gegebenen Zone eines jungen Stängels geräth das Gewebe des von ihr getragenen Blattes in Spannung. Das zeigt sich deutlich in einer langen Reihe von Erscheinungen; u. v. A. in der frühen Aufrichtung zenithwärts der Blätter (beziehendlich Blattstiele) der meisten kriechenden, oberirdischen oder unterirdischen Stämme (z. B. Pteris aquilina, Adoxa Moschatellina, Stolonen von Fragaria vesca), in der analogen Aufrichtung der Blätter mancher überhängender Knospen (Ampelopsis, Vitis). In nicht wenigen Fällen kann die Anwesenheit beträchtlicher Spannung in jungen, bei Weitem noch nicht ausgewachsenen Blättern, die Abwesenheit solcher Spannung oder doch das niedrige Maass derselben in der Stängelregion, welcher das Blatt eingefügt ist, ersehen werden aus der starken Incurvation concav nach Aussen von den jungen Blättern abgeschälter Epidermisstücke, dem Unterbleiben oder der Geringfügigkeit dieser Incurvation an Oberhautfetzen, die dicht über oder unter der Insertion des betreffenden Blattes vom Stängel abgelöst wurden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass die — in transversaler Richtung besonders starke — Dehnung, welche die expansiven Gewebe eines noch jungen, unerwachsenen Blattes auf die Epidermis der Basis desselben üben, auch

auf das Gewebe des im Knospenzustande befindlichen Stängelendes oberhalb der Insertion des Blattes sich zum Theile überträgt. Dieses Gewebe erfährt, durch das relativ beschleunigte Wachsthumsstreben der Blattbasis, eine Zerrung in der Richtung des Insertionsstreifens des Blattes.

Dass das spannungslose oder schwach gespannte, weichwandige Gewebe oberhalb der Einfügung derjenigen jüngsten Blätter, welche in einen Zustand hoher Spannung eintreten, — dass dieses Gewebe einer von den wachsenden Blättern ausgeübten Zerrung passiv folgt, ist vollständig erwiesen durch die Thatsache, dass nach Aenderung der Stellung der jüngsten Blätter der Laubmoose Fissidens und Schistostega unter dem Einflusse des Lichtes, die Form der Scheitelzelle des Stämmchens sich ändert (S. 140). Die gleiche Beeinflussung der Zellenanordnung des Stängelscheitels durch das Wachsthum der Basen der zunächst ihn umstehenden jüngsten Blätter zeigt aber auch in sehr vielen anderen Fällen der Augenschein. Es genügt zu dem Nachweis dieses Verhältnisses die Betrachtung der Scheitelansicht eines Stängelendes mit decussirt stehenden Blättern z. B. von Fraxinus, Syringa, Sambucus, Dianthus, Viscum, das durch einen dicht über dem Achsenscheitel geführten Querschnitt durch die Basen der jüngsten Blätter, und durch einen diesem parallelen Querschnitt dicht unter der Insertion derselben der Beobachtung bequem zugänglich gemacht ist [1]). Die jüngsten Blätter dieser Pflanzen (wie derer mit zwei- oder dreigliedrig decussirter Blattstellung im Allgemeinen) sind der Achse mit wenig umfassender, an der Vorderfläche nur schwach gekrümmter Basis eingefügt. Die Blätter verbreitern ihre Basis, nach erfolgter Anlegung, vorwiegend durch Wachsthum ihrer Ränder. Bei den Pflanzen mit zweigliedrig decussirter Blattstellung hat die Scheitelregion der Achse, welche von dem letztgebildeten Blattpaare unmittelbar vor Anlegung eines neuen umschlossen wird, den Umriss einer Ellipse (oder eines Rhombus mit abgestumpften Ecken), deren kleine Achse nahezu [2]) mit den Medianen der betreffenden Blätter zusammen fällt. Nach Anlegung eines neuen Blattpaares wird die Form dieses Raumes durch das, an den Seitenrändern intensivste, Breitenwachsthum der Insertionen dieser Blätter allmälig um 90° verschoben; aus der Ellipse wird ein Kreis, aus diesem endlich eine Ellipse, deren grosse Achse ungefähr in diejenige Richtung zu liegen kommt, welche zuvor die kleine Achse innehielt. Das Dickenwachsthum des Achsenendes oberhalb des jüngsten Blattpaares wird, erst nach Anlegung dieser Blätter, offenbar durch eine von ihnen ausgehende Einwirkung, in einer Richtung überwiegend gefördert, welche zu der zuvor geförderten senkrecht ist. Vor den wachsenden Seitenrändern der Blätter, da wo die Zerrung des Gewebes der Stängelspitze vorzugsweise geschieht, werden neue Zellen durch Fächerung vorhandener gebildet. Die fächernden Scheidewände stehen senkrecht auf der Richtung des stärksten Wachsthums; und so behält die Anordnung der Zellen, während der Verschiebung der Form des Vegetationspunkts, ein strahliges Aussehen: die Zellen der Aussenfläche des Scheitels stehen in Reihen, welche radial zum Scheitelpunkt verlaufen, gleichviel, ob der Contour des blattlosen Achsenendes ein Kreis, oder ob er eine nach der einen oder der andern Richtung orientirte Ellipse ist. — Noch deutlicher tritt bei dreigliedrig

1) Man vergl. die treuen und übersichtlichen Abbildungen N. J. C. Müller's in Pringsh. Jahrb. 3, Taf. 26—32. — 2) Nicht völlig; vergl. N. J. C. Müller a. a. O. u. § 11.

decussirter Blattstellung die Einschaltung neuer radialer Zellreihen vor die wachsenden Seitenränder des letzten Blattes jedes jüngsten Wirtels hervor[1]), und ganz besonders überzeugend sind die Bilder der Zellennetze von Stängelenden des Viscum album, an denen dreigliedrig decussirte Stellung der Blätter in zweigliedrige übergeht, oder umgekehrt[2]).

Die Beeinflussung der Umgränzung, und damit der Richtung der vom Scheitelpunkt ausstrahlenden Zellenreihen der Aussenfläche eines nackten Stängelendes fällt hinweg, wenn das jüngste Blatt, in dessen basilarem Gewebe eine Spannung eintritt, zu diesem Zeitpunkte das Achsenende mit scheidiger Basis bereits vollständig umfasst. So ist es bei den älteren Isoëtenstämmen, auf deren Stammenden während des ganzen Lebens dauernd die Zellenanordnung erkennbar ist, welche sie schon in früher Jugend, bei einfacher zwei- oder dreizeiliger Blattstellung, aufgeprägt erhielten durch diejenige Förderung des Dickenwachsthums des Stammes nach zwei opponirten oder drei gleich divergenten Richtungen, die in der Zwei- oder Dreifurchung des Stammes sich zu erkennen giebt. Es wird jene Beeinflussung wenig merklich, ja verschwindend, bei geringer Breite der Insertionsstellen in vielen Längszeilen, unter kleinen Divergenzwinkeln stehender Blätter, wie z. B. bei Lycopodium Selago, und — statt Blätter Seitenachsen gesetzt, — in den Inflorescenzen der vielblüthigen Papilionaceen. Selbst bei grösseren Divergenzen consecutiver Blätter sind die Verschiebungen des Umrisses des blattlosen Achsenendes nur unbeträchtlich, wenn dieser Umriss, in Folge geringer Breite der Blattbasen, ein Polygon ist (wie z. B. das Pentagon bei Sempervivum, Fig. 82, S. 458, das Octogon der Blüthenachse von Ranunculus, Fig. 129, S. 493). Sie ist dagegen in augenfälligster Weise hervortretend an Pflanzen mit schräg dreizeiliger oder schräg vierzeiliger Blattstellung, deren Blätter zur Zeit des Eintritts erheblicher Gewebespannung und eines intensiveren Breitenwachsthums der Basis einen Bruchtheil des Stängels umfassen, welcher dem durch den Divergenzwinkel bemessenen ungefähr gleichkommt. So verhalten sich z. B. Polygala, Melaleuca, Ribes, Abietineen, Muscineen (S. 492, 93).

Trägt die Spitze eines Stammes, dessen Blätter in mehr als drei der Achse parallelen Längsreihen stehen, eine einzige Scheitelzelle, so wird deren Umriss direct beeinflusst durch die Zerrung, welche die Insertionen der drei jüngsten in Spannung gerathenden Blätter auf das Zellgewebe des Achsenendes ausüben. — Die Form der Projection auf eine zur Achse senkrechte Ebene, des, von drei consecutiven, weniger als halb stängelumfassenden, Blättern eines (gerade oder schräg) dreizeilig beblätterten Stängels umschlossenen, Raumes ist die eines Dreiecks, von dessen Winkeln derjenige, welchen die beiden jüngeren Blätter bilden, unter allen Umständen die Hälfte der Differenz der grossen und der kleinen Divergenz dieser Blätter beträgt. Die einzige Scheitelzelle der Stängelspitze wird durch die drei jüngsten, in Spannung gerathenden Blätter in eine dem Umriss jenes Dreiecks entsprechende Gestalt gezerrt. Die Winkel ihrer Scheitelfläche werden den Winkeln des dreieckigen Raumes correspondirend gerichtet; derjenige Winkel, welcher nach der Ecke zwischen den zwei jüngsten jener Blätter hin gewendet ist, wird der halben Differenz der grossen und kleinen Divergenzwinkel der Blattstel-

1) N. J. C. Müller a. a. O. Taf. 26, Fig. 10. — 2) Ders. ebend. Taf. 29. Fig. 29, 31.

lung ähnlich oder gleich. Wäre das Breitenwachsthum dreier consecutiver junger Blätter während eines längeren Zeitraumes gleichmässig intensiv, so würde jener Raum bei jeder Divergenz, die grösser ist als $^1/_3$ des Stängelumfangs, die Gestalt eines recht- oder stumpfwinklig gleichschenkligen Dreiecks haben, dessen Seitenwinkel gleich sind der halben Differenz zwischen der grossen und der kleinen Divergenz des betreffenden Stellungsverhältnisses, und dessen Basis dem zweitjüngsten der drei Blätter zugekehrt ist. Das Breitenwachsthum der Blätter lässt aber mit vorrückendem Alter an Intensität nach. In Folge dessen nähert jener Raum seinen Umriss dem eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen (der Ecke zwischen den beiden jüngsten Blättern zugekehrter) Scheitelwinkel auf die Hälfte der Differenz der grossen und der kleinen Divergenz des Stellungsverhältnisses geöffnet ist. Diese Formänderung überträgt sich auf die Scheitelfläche der Endzelle des Stängels. Bei verschiedenen Pflanzen geht die Annäherung jenes Raums an die spitzwinklig-gleichschenklige Gestalt ungleich weit. Bei Aspidium filix mas und spinulosum ist sie nahezu vollständig, so dass die Berechnung der Winkel der Scheitelfläche der Endzelle aus der Länge ihrer Seiten sehr häufig Grössen giebt, welche den ausgesprochenen Voraussetzungen genau entsprechen. Bei Laubmoosen dagegen erhält die Endfläche der Stammscheitelzelle oft die recht- oder stumpfwinklig gleichschenklige Form. In einem wie im andern Falle bildet die jeweilig jüngste Wand der Scheitelzelle einen der Schenkel jenes Dreiecks (vergl. die Abb. Fig. 75—77, S. 456; und Fig. 146, S. 510).

Die Form des Raumes, welchen die drei jüngsten Blätter umgeben, die ihre Insertionen in den Stängel stärker verbreitern als der Stängel in dieser Zone selbstständig an Umfang zunimmt, wird modificirt durch das Auftreten von Spannung in der Einfügungsstelle eines nächstjüngeren Blattes. Der zeitweilig verkleinerte Raum wird dahin umgestaltet, dass einer der Schenkel des Dreiecks zur Basis, die Basis zu einem der Schenkel wird. Es ist nicht daran zu zweifeln, dass der Eintritt der Spannung in der ganzen Breite der Blattbasis ziemlich gleichzeitig, die Verkleinerung und die Aenderung des Winkels des dreieckigen Raumes also plötzlich erfolge. Die Zerrung des Gewebes des Vegetationspunktes hört in einer der bisher bestandenen Richtungen auf; eine Zerrung in einer, von dieser Richtung spitzwinklig divergirenden tritt dafür ein. Dadurch müssen nothwendig auch die Gestalten der spannungslosen Stängelsegmente und der Scheitelzelle modificirt werden. Die bisher kürzeste Seitenfläche wird von der mächtigsten Zerrung betroffen und in ihrem Wachsthum so gefördert, dass sie zur längsten wird; während die bisher längste Seitenfläche dem dehnenden Einflusse der rascher als der Stamm wachsenden Blätter am Mindesten ausgesetzt, im Wachsthum hinter den anderen so weit zurückbleibt, dass sie zur kürzesten wird. Die Verschiebung der Form vollzieht sich durch allseitiges, aber sehr verschieden bemessenes Wachsthum der Seitenflächen der, während der Verschiebung an Grösse beträchtlich zunehmenden Scheitelzelle. Sie vollzieht sich zwar allmälig, geht aber (der Plötzlichkeit des Eintritts der Spannung in dem Blatte gemäss, welches den stärksten Einfluss übt) doch so rasch vorüber, dass die Beobachtung weit häufiger Endflächen von Scheitelzellen mit der Blattstellung entsprechenden Winkeln findet, als Uebergangszustände von einer der Richtungen des grössten Durchmessers des Dreiecks zur andern; Zustände, welche durch ungewöhnlich grosse Dimensionen der Scheitel-

zelle gekennzeichnet zu sein pflegen [1]). Nach vollendeter Verschiebung besitzt die Scheitelzelle die relativ beträchtlichste räumliche Ausdehnung. Jetzt theilt sie sich durch eine, der ältesten ihrer Seitenwände parallele Wand: offenbar sofort nach der Erreichung der neuen Gestalt, denn die dem Augenschein nach eben getheilten Scheitelzellen sind die absolut kleinsten. Der Winkel, welchen die neue Wand mit der nächstälteren bildet, ist selbstverständlich gleich der halben Differenz der beiderlei Divergenzen (man vergleiche die beistehende schematische Figur nebst Erläuterung). In einer, auf die neu entstehende Wand senkrechten Richtung war die vorausgehende Volumenzunahme der Scheitelzelle, insbesondere in der Richtung aufwärts, am bedeutendsten gewesen. — Die Aussenflächen neu gebildeter Segmentzellen sind von trapezischer Gestalt; die oberen und unteren Kanten derselben sind zur Stängelachse transversal-tangental, einander parallel. Eine kurze Zeit lang nehmen beide, Scheitel- und Segmentzelle, ohne Winkelverschiebung an Grösse zu. Aber bald nach Abscheidung einer Segmentzelle von der Scheitelzelle wird in der Form der freien Aussenfläche jener die von einem neu in Spannung eintretenden Blatte geübte Zerrung in neuer Richtung bemerklich. Die Aussenfläche wird an dem einen Rande stärker verbreitert: entweder an dem (auf die schraubenlinige Succession der Segmentzellen bezogenen) vorderen, oder dem hinteren. An welchem, hängt ab von der Lage der in Spannung eintretenden Blätter zu der jüngsten Segmentzelle [2]). Die aus den von der Verschiebung betroffenen Segmenten hervorgesprossten Blätter von Laubmoosen werden an dem einen Seitenrande rascher verdickt, als am anderen. Der Quer-

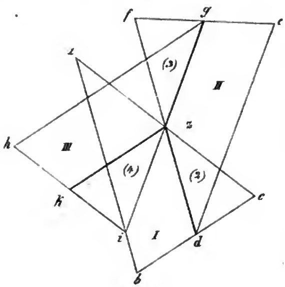


Fig. 149.

Fig. 149. Schema der Ortsveränderung und Formverschiebung einer Stammscheitelzelle, deren Endfläche die Form eines gleichschenkligen Dreiecks mit einem Scheitelwinkel von $36^0 \frac{(3/5 - 2/5)}{2} = 1/10\ 360^0$) hat, und welche durch jede Theilung eine Segmentzelle abscheidet, welche von der nächst zuvor gebildeten um $2/5$ des Stängelumfangs divergirt.

Die Zelle habe vor der ersten dieser Theilungen die durch die Punkte *a b c* bezeichnete Lage. Sie theile sich durch die Wand *z d* in die Segmentzelle (I) *a b d z*, und in die nunmehrige Scheitelzelle (2) *z d c*. Diese verschiebe sich und wachse zur Lage und Grösse des Dreiecks *d e f*, worauf die Theilung durch die Wand *z g* in die Segmentzelle (*II*) *d e g z* und die Scheitelzelle (3) *f z g* erfolge. Die Scheitelzelle (3) nehme Lage und Umfang des Dreiecks *g h i* an, und theile sich dann durch die Wand *z k* in die Scheitelzelle (4) *z k i* und die Segmentzelle (III) *g h k z*. Und so fort. — Der bequemeren Uebersicht halber ist angenommen, dass die Ortsveränderung des Scheitelpunktes der Achse (S. 490) zwischen je zwei Theilungen der Scheitelzelle die ganze Höhe eines der Dreiecke (2) (3) (4) betrage. Diese Annahme ist willkürlich; die Construction lässt sich ebensogut ausführen, wenn man die Mittelpunkte der Dreiecke (2) (3) u. s. f. zusammen fallen lässt. Das Schema ist dann zwar naturähnlicher, aber minder übersichtlich.

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 640.
2) Ders., in Bot. Zeit. 1867, p. 52.

schnitt des Blatts erhält eine unsymmetrische Gestalt, die Stelle grösster Dicke des Blatts fällt nicht mit seiner Mittellinie zusammen[1] (man sehe z. B. die Blätter 5, 6, 7, 8, 9 der Fig. 77, S. 456). Bei weiterer Entwickelung wird der Querschnitt des Blatts von symmetrischem Umriss (die Blätter 1—4 derselben Figur). Man wird schwerlich in der Annahme irren, dass mit der symmetrischen Gestaltung des Blattquerschnitts auch die Spannung der Gewebe in der Basis des jungen Blattes eintritt. Die auf dem Querschnitt symmetrisch gestalteten Blätter sind bei Polytrichum formosum gemeinhin das 7te und die folgenden, bei Catharinea undulata das 5te und die folgenden, vom jüngsten Segmente aus rückwärts gezählt, so dass — jene Annahme zugegeben — dort das 7te bis 9te jüngste Blatt, hier das 5te bis 7te jüngste Blatt durch die selbstständige Verbreiterung ihrer Basen bestimmend auf die Formen der jüngeren Theile des Stängelendes wirken würden.

Die von Nägeli neuerdings[2] gegen meine Darlegung des Verhältnisses der Zellenfolge in Vegetationspunkten zu den Wachsthumsrichtungen derselben erhobenen Einwände gehen von Missverständnissen aus. Weit entfernt, in meiner ersten Veröffentlichung über diesen Gegenstand die beständige Uebereinstimmung der Endflächenwinkel der Stammscheitelzellen von Farrnkräutern mit dem Divergenzwinkel der Blätter zu behaupten, habe ich schon damals das (seltenere) Vorkommen abweichender Formen nachdrücklich hervorgehoben, durch Angabe von Maassen belegt, und betont, dass die so beschaffenen Scheitelzellen durch ungewöhnliche Grösse sich auszeichnen[3]. Diejenige meiner Figuren[4], deren Winkelverhältnisse Nägeli mit den Angaben im Texte nicht in Uebereinstimmung findet, stellt gar nicht den Stammscheitel eines schief dreizeilig beblätterten Farrnkrauts dar, sondern einen von Polypodium Dryopteris, und im Texte ist das deutlich gesagt. Das Schema der Aufeinanderfolge der Segmentzellen, dessen Construction Nägeli für unmöglich erklärt, ist von der Natur in dem mikroskopischen Bilde eines Stängelscheitels eines Polytrichum oder einer Catharinea gegeben[5]. Wenn Nägeli statt meiner Bezeichnung des Vorgangs als einer Verschiebung der Stammscheitelzelle und ihrer nächsten Umgebung diejenige einer Torsion eines Achsenendes gebraucht, so giebt er für die nämliche Sache einen anderen Ausdruck; meines Erachtens aber durchaus keinen besseren. Eine Aenderung der Form (und damit der Richtung) eines während dieser Aenderung an Umfang zunehmenden Theils eines nach allen Dimensionen wachsenden Körpers vollzieht sich offenbar in Folge einer nach bestimmten Richtungen hin stattfindenden Bevorzugung der Zunahme der Ausdehnung, und nicht durch eine Drehung des Körpers um seine Achse.

§ 13.

Blatt-Entwickelung.

Jedes Blatt, welches über die Aussenfläche der es tragenden Achse seitlich (unterhalb der Spitze der Achse) neu hervortritt, nimmt bei seinem ersten Unterscheidbarwerden nur einen Theil des Umfangs der Achse ein. Nie umfasst ein einzelnes Blatt vom Augenblicke seiner Entstehung an den Stängel als geschlossener Ring, als Scheide. Wo ein solches Verhältniss eintritt (bei den Gräsern mit geschlossenen Scheiden, den meisten Arten der Gattung Allium, den Isoëten z. B.), da ist es späterer Entstehung; — da beruht es auf mehr oder weniger frühzei-

1) Lorentz, Studien, Lpz. 1863, p. 19. — 2) Nägeli, Beitr. z. wiss. Bot. 4, p. 95. — 3) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 640. — 4) a. a. O. Taf. 9, Fig. 18. — 5) Vergl. die Abbild. auf S. 456, und N. J. C. Müller's Figur in Pringsh. Jahrb. 5, Taf. 25, Fig. 2.

tiger, aber immer nachträglicher Verbreiterung des Blattgrundes (auf einem Breitenwachsthum der Einfügungsstelle des Blatts in den Stängel), welches schneller vor sich geht, als die Dickenzunahme der betreffenden Stängelzone. — Mehrgliedrige Wirtel, deren Einzelblätter gleichzeitig sich entwickeln, erscheinen auf den frühesten Entwickelungsstufen als das Achsenende umgebende gleichhohe Ringwälle, dafern und solange das Breitenwachsthum der Basen der Einzelblätter das Längenwachsthum derselben weit übertrifft. So die zu vielzähnigen Scheiden verwachsenen Blattwirtel der Equiseten [1]).

Die (meist breitgezogene) warzenförmige seitliche Hervorragung am Achsenende, als welche das junge Blatt sich zeigt, vergrössert sich nach den drei Dimensionen des Raumes; das junge Blatt wächst in die Länge, in die Breite und in die Dicke. Nach allen diesen Wachsthumsrichtungen vergrössert sich das junge Blatt zunächst rascher, als die Zone des Stängels, der es eingefügt ist, und als das Stängelende, welches das junge Blatt überragt. Das Blatt wächst rascher in die Länge als die Stängelspitze oberhalb seiner Insertion. Nach kurzer Frist überragt das Blatt diese. Die Basen der meisten jungen Blätter nehmen rascher an Breite zu, als die sie tragende Stängelzone an Umfang. Einige Zeit nach dem ersten Hervortreten eines jungen Blattes umfasst gemeinhin der Grund desselben einen grösseren Bruchtheil der Peripherie der Achse, als im Moment der ersten Erhebung über dieselbe. Das Dickenwachsthum des Blattgrundes ist meist so beträchtlich, dass es an seiner, der Stängelspitze abgewendeten Rückenfläche dem Achsenumfang neue Gewebschichten auflagert, und so den Stängel berindet.

Die Berindung des Stängels durch das Dickenwachsthum der Basen der jungen Blätter ist ein überaus weit verbreiteter Vorgang. Die Bekleidung der cylindrischen Zellen des Stammes von Batrachospermum [2]), von Chara [3]) mit einer aus einer einfachen Zellschicht gebildeten Rinde geht von den Basen der Blätter aus, und vollzieht sich in von hier aus absteigendem Fortschreiten. Sämmtliche peripherische Gewebsschichten der Stämme der Equiseten, Selaginellen, der meisten Phanerogamen entspringen aus dem Dickenwachsthum der unteren Seiten der Blattbasen, welches vor der ersten Streckung der Internodien eintretend bis zur oberen Gränze der Insertion je der nächstniederen Blätter und Seitenachsen den Stamm mit Mänteln aus mehreren Zellschichten bekleidet [4]). Durch ein in der Mittelgegend besonders starkes, — bei den meisten Laubmoosen durch ein allein hier auftretendes — Dickenwachsthum des Grundes der jungen Blätter wird die Aussenfläche des Stammes mit Protuberanzen von Form von (meist kurzen) Längsleisten besetzt, den Blattkissen z. B. bei Polytrichum, Casuarina, Pinus u. v. A.

Sehr allgemein überwiegt die Intensität des Längenwachsthums der Blätter diejenige jeder anderen Wachsthumsrichtung, die im jungen Blatte auftritt. Ziemlich jedes Blatt wächst am stärksten in einer Richtung, welche in einer durch die Stängelachse radial gelegten Ebene liegt. Ausnahmen von dieser Regel sind selten: als Beispiele seien die breitgezogenen, schuppenförmigen Blätter der Riccien und mehrerer Marchantieen, die tief zweilappigen Oberblätter der Scapanien, der Radula complanata und der Frullania dilatata, der Lycopodiaceen Psilotum und Tmesipteris genannt, bei welchen zweilappigen Blättern die Länge jedes, oder des grössten der beiden Lappen — eine Richtung die von der Längslinie (Mediane) des Blattes

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 90. — 2) Kützing, Phycol. generalis, Taf. 8.
3) A. Braun, Monatsb. Berl. Akad. 1852, 17. Mai; Pringsheim, in dessen Jahrb. 3, p. 298.
4) Hofmeister, vergl. Unters. p. 90, 114.

divergirt — beträchtlicher ist, als die dieser Mediane. Bei den meisten Blättern überwiegt das Breitenwachsthum (die Zunahme der Dimension in einer, zur Stängelachse tangentalen, auf der zur Stängelachse radialen Blattmediane senkrechten Richtung) jede andere zur Mediane senkrechte Wachsthumsrichtung. Das Blatt wird zu einem platten Körper, der die eine seiner beiden breitesten, annähernd parallelen Flächen (die Vorderfläche) dem Stängelstücke oberhalb der Blattinsertion zuwendet. Diese vorwiegende Verbreiterung des Blattes tritt meistens schon in dessen frühester Jugend hervor: schon die nur wenig über das Achsenende protuberirende, warzenförmige Blattanlage ist von oben und unten her abgeplattet, von breitgezogen elliptischem Querschnitt [1]). Blätter von kreisförmigem oder isodiametrischem Querschnitte sind nicht häufig; vorwiegend kommen sie bei einfach gebauten Formen vor, wie Bryopsis, Characeen, Griffithia. Als Beispiele von Gefässpflanzen mit wenigstens im oberen Theile drehrunden, kegelförmigen Blättern seien die ersten Blätter keimender Pflanzen von Marsilea, die auf die Kotyledonen folgenden Blätter der meisten Nymphaeaceen, und sämmtliche Blätter von Pilularia globulifera, sowie die Laubblätter von Juncus effusus nebst den Verwandten [2]) genannt. Ein Dickenwachsthum vorwiegend in zur tragenden Achse radialer Richtung zeigen nur wenige Blattgebilde: am Auffälligsten die Blattstiele — welche an älteren Individuen meist der Blättchenbildung entbehren, die sogenannten Phyllodien — der neuholländischen Acacien. Dieses excessive Dickenwachsthum ist ein Vorgang welcher erst einige Zeit nach Anlegung des, als plattes Wärzchen erscheinenden Blattes eintritt (Fig. 150).

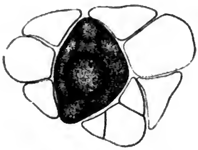


Fig. 150.

Bei den Blättern mit kreisrundem Querschnitt von Juncus, Pilularia nimmt die Intensität des Wachsthums in den zur Mediane senkrechten Richtungen von der Basis des Blattes nach der Spitze desselben hin stetig ab. Der gleiche Fall tritt ein bei platten Blättern, deren Umriss eine allmälige oder plötzliche Verringerung der Breite von der Basis nach der Spitze hin zeigt: Blättern von dreieckiger oder von bandförmiger, im grössten Theile ihrer Länge von nahezu parallelen Seitenrändern begränzter (linearer) Gestalt: Blätter der meisten Abietineen, Gräser, Lycopodien. Weit häufiger aber ist das Breitenwachsthum flacher Blätter oberhalb der Blattbasis gesteigert, um von da gegen die Spitze hin wieder abzunehmen. Ist der Contour eines so gebildeten Blattes nicht von tiefen Einbuchtun-

Fig. 150. Scheitel einer austreibenden kräftigen Knospe der Acacia longifolia, blos gelegt durch zwei Querschnitte, deren einer dicht über dem Achsenende, der andere oberhalb der Insertion des drittjüngsten Blattes geführt ist. In der Mitte der Figur sieht man die nackte Stängelspitze; darunter das jüngste Blatt; darüber das zweitjüngste, dessen beide Nebenblätter (Stipulae, siehe weiter unten) eben in Anlegung begriffen sind. Dann folgen, nach der Divergenz $^2/_5$, das dritt-, viert- und fünftjüngste Blatt, sämmtlich ebenso wie ihre Stipulae quer durchschnitten. Am ältesten Blatte ist das beträchtliche, zur Stängelachse radiale Wachsthum des Blattstiels schon sehr bemerklich.

1) Vergl. z. B. die Abbildungen S. 456.

2) Die sogen. sterilen Halme dieser Junci sind Blätter; sie bergen, nahe an der Basis des Kegels, eine Knospe: das Ende der Achse, von welcher sie getragen werden.

gen gelappt, so erscheint das Blatt von zwei, mit der Concavität einander zugekehrten Curven mässiger Krümmung begränzt; — eine Gestalt, welche die beschreibende Botanik lanzettförmig, lanceolat nennt. Ist die Verbreiterung dicht über der Blattbasis eine plötzliche; findet an den vorragenden Seitenflügeln des Blattgrundes dann noch ein Wachsthum parallel der Mediane des Blatts statt, so erscheint das Blatt an seinem Grunde tief eingebuchtet; eine Form die je nach Umfang und Gestalt (Stumpfheit oder Spitzheit) der Seitenlappen des Grundes geöhrelt, herzförmig, pfeilförmig genannt wird.

Es ist eine der gewöhnlichsten Erscheinungen, dass der basilare Theil des jungen Blattes nur wenig, der apicale dagegen sehr beträchtlich in die Breite sich entwickelt, wogegen im basilaren, schmal bleibenden Theile das Dickenwachsthum überwiegt. Das Blatt differenzirt sich durch verschiedenartiges Wachsthum in einen platten, breiten Endtheil, und in einen diesen tragenden schmalen, dem Stängel zunächst ansitzenden Theil: in Spreite (Lamina) und Stiel (Petiolus). Die Ebene, innerhalb deren die Lamina sich verbreitert, macht in manchen Fällen mit dem Stiele einen Winkel. Das Flächenwachsthum der Lamina kann dann über die Verbindungsstelle von Stiel und Spreite hinaus sich fortsetzen; am ausgebildeten Blatte ist der Stiel der Spreite auf deren Rückenfläche eingefügt (z. B. die schildförmigen Blätter u. A. die von Nelumbium, Tropaeolum majus; die auf dem Rücken angehefteten Antheren — die Anthere entspricht der Lamina eines vegetativen Blattes — vieler Phanerogamen); oder auf der Vorderfläche: Antheren von Lilium, die das Filament einschliessenden Antheren von Tulipa und Gagea. Blätter, denen die Differenzirung in Petiolus und Lamina abgeht, heissen sitzende Blätter (z. B. die der Laubmoose, der Lilien). Die Bezeichnungen der Umrissform gestielter Blätter, wie sie die beschreibende Botanik braucht, beziehen sich durchgehends nur auf die Spreite.

In vielen Blattgebilden treten örtliche Förderungen des Wachsthums in Richtungen ein, welche von der Mediane des Blattes divergiren; so dass das wachsende Blatt eine gelappte Gestalt, einen durch tiefe Einbuchtungen getheilten Umriss erhält. Die Laubblätter der Pflanzen grosser Formenkreise, wie unter anderen der Umbelliferen, Cupuliferen, Rosaceen, Leguminosen, Polygoneen, Ribesiaceen, Marattiaceen entwickeln aus der den Stängel zeitig weit umfassenden Basis seitliche Sprossungen, welche, zunächst rascher als der mediane Theil, als Stiel und Spreite des betreffenden Blattes wachsend, als schützende Umhüllung der jüngeren Theile der Knospen dienen: Nebenblätter oder Stipulae.

Die grosse Mehrzahl der mit Nebenblättern begabten Gewächse bildet deren an jedem Blatte ein Paar, rechts und links vom Grunde des künftigen Blattstiels je eines, aus der den Stängel mehr als zur Hälfte umwachsenden Basis des Blattes hervor. Die Stipulae erscheinen durchweges später als der mediane Theil des Blattes. Die Erhebung der breitgezogenen Blattanlage, aus welcher sie hervorsprossen, über die Fläche der Stängelknospe ist an den, zwischen Blattstiel und den ihm zugekehrten Rändern der Stipulae meist sehr gering, doch immerhin merklich. Im Moment der Anlegung des Nebenblattpaares steht der mediane Theil des Blattes stets genau zwischen den beiden Stipulen (Fig. 151, das zweit- und das drittinnerste Blatt); auch da wo weiterhin die Stipulen die abweichendsten Lagenverhältnisse und höchst ungleiche Verbreiterung (§ 23) zeigen, wie bei Begonia, Rumex, Ulmus (Fig. 152). Weiterhin aber wachsen die Stipulen rascher

in die Länge und Breite, als Stiel und Spreite. Sie umfassen dann entweder den zugehörigen medianen Blatttheil von dessen Rückenfläche her; das Blatt und alle jüngeren Gebilde der Knospe bedeckend (der gewöhnlichere Fall: vorkommend

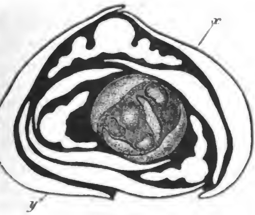


Fig. 151.

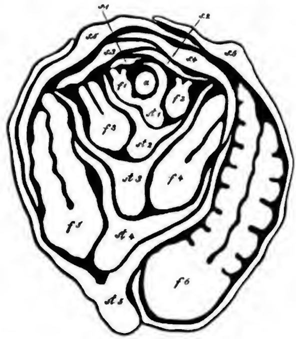


Fig. 152.

z. B. bei Castanea, Quercus, Fagus, Alnus, Ulmus, Ampelopsis, Vitis). Oder sie greifen mit ihren Seitenrändern vor die Vorderfläche des medianen Blatttheils über, so dass dieser nicht, wohl aber die nächstjüngeren Blätter, überhaupt der höhere Theil der Knospe, von den beiden Nebenblättern je eines Blattes zum Theil oder ganz umhüllt werden (so bei Celtis (Fig. 153), Platanus (Fig. 154). Bei den Polygoneen (bei Rumex, Rheum z. B.) verwachsen die beiden ebenso gestellten Stipulen jedes Blattes zu einer (bei Rheum vollständig geschlossenen, sackförmigen) Hülle, welche die jüngeren Theile der Knospe, auch den in der Achsel des betreffenden Blattes stehenden Seitentrieb vollständig einschliesst, und bei der Entfaltung der umhüllten Theile von diesen in Rissen zersprengt wird, welche der ursprünglichen Umgränzung des Stipulenpaares entsprechen: der sogenannten Ochrea. Bei den Marattien verbreitern die seitlichen Stipulen ihre Ränder hinter dem Rücken des medianen Blatttheils, und entwickeln zugleich vor dessen Vorderfläche eine platte Wucherung, welche den ganzen medianen Blatttheil von vorn her deckt. So wird jedes Blatt von dieser Wucherung und den Hinterrändern seiner Stipulen in eine mit engen Spalten nach aussen geöffnete Kammer eingeschlossen, während die Vorderränder derselben Stipulen alle jüngeren Theile der Stammknospe umhüllen [1]. Aehnlich gestellte stipulare Bildungen verwachsen bei den Ophioglosseen zu Hohlräumen, welche bis auf sehr

Fig. 151. Querdurchschnitt einer schief dreizeilig beblätterten Laubknospe der Alnus glauca; *xy* sind die Stipulen des ersten, an der dem Hauptast zugewendeten Seite der Knospenachse stehenden Blatts. Die drei jüngsten Blätter sind vom Schnitte nicht berührt und in unverletzter Scheitelansicht sichtbar. Das jüngste Blatt hat noch keine Nebenblätter entwickelt.

Fig. 152. Mittlerer Theil des Querdurchschnitts einer Laubknospe der Ulmus effusa. Das jüngste Blatt (*f1*) steht noch in der Mitte seiner beiden, bereits von einander in der Gestalt sehr abweichenden Stipulen (*s1*, *st1*). Das zweitjüngste Blatt (*f2*) ist von seiner unteren Stipula (*st2*) von hinten her bereits umfasst; ebenso alle folgenden Blätter.

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 655, Taf. 11, Fig. 1, 2, 4—12.

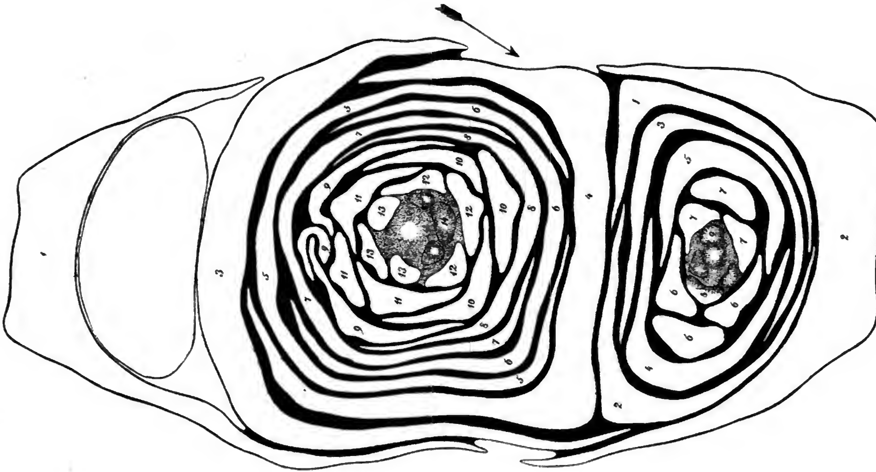
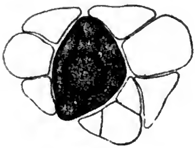


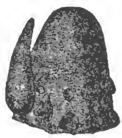
Fig. 153.

Fig. 153. Querdurchschnitt einer Winterknospe der Celtis australis. Die Blätter des Mitteltriebs und die des unteren Seitentriebs sind gezeichnet; von dem oberen Seitentrieb ist nur der Contour angegeben. Die äusseren Blätter (Knospenschuppen) sind nicht in mediane Theile und Nebenblätter differenzirt. Diese Sonderung beginnt erst mit dem 9ten Blatte der mittleren, mit dem 7ten der Seitenknospe. Die medianen Theile und die Stipulae jedes Blattes sind mit den nämlichen Ziffern bezeichnet. An den Stipulen der innersten Blätter ist die Bezifferung unterblieben. Das 9te Blatt der Seitenknospe hat noch keine Nebenblätter.

kleine Löcher geschlossen sind, und deren Wände von den wachsenden eingeschlossenen Blättern durchbrochen werden [1].

In grösserer, als Zweizahl, werden Stipulen an den paarig opponirten Blättern der Stellaten (Rubia, Galium, Asperula u. s. w.), und den einzeln stehenden Blättern einiger neuholländischen Acacien, der Ac. verticillata Willd. z. B. gebildet. Diese Stipulen entwickeln sich in einer mit dem medianen Theile des Blattes so sehr übereinstimmenden Weise, dass ihr Auftreten den Blattpaaren jener, den Einzelblättern dieser das Aussehen von vielgliedrigen Blattwirteln verleiht. Das Vorkommen von lateralen Zweigen lediglich über der Mitte des medianen Blatttheils giebt hier einen Fingerzeig auf das wahre Sachverhältniss [2]. Die Entwickelungsgeschichte zeigt, dass die Stipulen später auftreten, als die medianen Theile der betreffenden Blätter, und in einer Reihenfolge erscheinen und sich ausbilden, welche von den Seitenrändern des medianen Theils aus beiderseits um den Umfang des Stängels fortschreitet.


Fig. 154.


Fig. 155.

Sind basilare Sprossungen breitgezogener Blätter nicht von dem medianen Theile deutlich abgesetzt, erscheinen sie als der ganzen Länge nach angewachsene Verbreiterungen desselben, so heissen sie Scheiden, Vaginae.

Die Blatthäutchen oder Ligulae der Gräser, der Selaginellen und die Spreublättchen der Isoëten rechne ich, ihres späten Auftretens, ihrer Kurzlebigkeit und (was die Spreublättchen der Isoëten betrifft) ihrer Analogie mit den Spreublättchen der Farrn wegen zu den Haargebilden; vergl. § 15.

In dem medianen Theile vieler nebenblättertragender Blattgebilde, sowie in vielen nebenblattlosen Blättern treten Sprossungen auf, welche dem Umriss des Blattes eine gelappte, tief eingebuchtete Gestalt verleihen. Sind derartige Sprossungen nur an der Spreite eines Blattes vorhanden, und nicht in einen stielförmigen basilaren Theil und eine Lamina differenzirt, so heissen solche Blätter spaltige oder gelappte oder getheilte; im anderen Falle zusammengesetzte. Die Sprossungen fast aller getheilten und zusammengesetzten Blätter liegen sämmtlich in der Ebene der Lamina; nur der Rand der Blattspreite der meisten getheilten erscheint eingebuchtet; die grosse Mehrzahl zusammengesetzter

Fig. 154. Mittlere Region einer quer durchschnittenen Laubknospe von Platanus occidentalis. Das jüngste Blatt (unbeziffert) hat noch keine Nebenblätter.

Fig. 155. Ende einer Knospenachse der Acacia verticillata W., von der Seite gesehen. Links am Rande der Figur steht der mediane Theil des zweitjüngsten Blattes. Die von ihm aus nach rechts, etwas absteigend, sich ziehende Reihe von Höckern sind die Anlagen von Stipulen. Der mediane Theil des nächsthöheren Blattes steht um $^2/_5$ des Stängelumfangs nach rechts von jenem entfernt; es ist der grösste der Höcker der oberen Querreihe. Die kleineren daneben sind Anlagen von Stipulen.

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 661, 663; Taf. 11, Fig. 16—18; Taf. 12, Fig. 16, 17. — 2) A. Braun, in N. A. A. C. L. 15, p. 351.

Blätter hat sämmtliche seitliche aus Stiel und Spreite bestehende Sprossungen (Seitenblättchen) in einer und derselben Ebene liegen; und in der nämlichen Ebene liegt auch die terminale Spreite (das Endblättchen) des zusammengesetzten Blattes, dafern dessen medianer schmaler Theil (Hauptstiel des Blatts, gemeinsamer Blattstiel) eine solche trägt. Doch gelten diese Sätze nicht ausnahmslos. Die Blätter der Aralia spinosa L., und der A. japonica Thunb. entwickeln aus dem gemeinsamen Blattstiele auch Sprossungen, welche von der Ebene des Endblättchens schräg aufwärts divergiren [1]). Die Perigonialblätter vieler Amaryllideen (Narcissus, Pancratium z. B.) entwickeln aus der Vorderfläche Sprossungen von blattartiger Textur und oft sehr beträchtlichen Dimensionen: die sogenannten Nebenkronen. Viele Avenaceen bilden pfriemenförmig sich entwickelnde und gedrehte Sprossungen (Grannen) aus der Rückenfläche der Paleae, der in ihren Achseln Blüthen bergenden Spelzen. Die Staubblätter der Asclepiadeen tragen Sprossungen der Rückenflächen, welche die sogenannte Corona bilden. Die zusammengesetzten Staubblätter der Hypericineen, die von Sparmannia, der Hibbertien, der Mesembryanthemen, der Cajophora lateritia entwickeln nicht nur aus den Rändern, sondern auch aus den Rückenflächen (die von Myrtus, Callistemon aus den Vorderflächen) der Blätter seitliche Sprossungen, Blättchen: die einzelnen Staubgefässe [2]).

Die Formen ausgebildeter getheilter und zusammengesetzter Blätter bezeichnet die beschreibende Botanik durch Vergleichungen mit bekannten Objecten. Ein getheiltes Blatt mit zwei oder drei tiefen Einbuchtungen des Randes heisst zwei- oder dreilappig; eines mit zahlreicheren solchen Einbuchtungen, die von der Endigung des Blattstiels aus strahlend gerichtet sind, heisst handförmig getheilt oder fingerspaltig; eines, dessen Lappen in erheblich weiten, auf der Längslinie des Blatts bemessenen Distanzen von der Spreite desselben seitlich abgehen, heisst fiederspaltig; abwechselnd fiederspaltig, wenn je ein Lappen des einen Randes der Lücke zwischen zwei Lappen des anderen Randes gegenübersteht; gegenüberstehend fiederspaltig, wenn je zwei Lappen der Ränder einander opponirt sind. Wiederholt sich an den seitlichen Lappen des Blattes die fiederspaltige Einbuchtung, so heisst das Blatt doppelt fiederspaltig. Ein zusammengesetztes Blatt, dessen Blättchen den Lappen eines fingerspaltigen Blatts entsprechend stehen, heisst gefingert; ein solches, dessen Blättchen den Abschnitten eines fiederspaltigen Blatts analog geordnet sind, gefiedert; unpaarig gefiedert, wenn ein Endblättchen vorhanden ist, im Gegenfalle paarig gefiedert. Gefingerte wie gefiederte Blätter können doppelt, dreifach und mehrfach zusammengesetzt sein.

Einbuchtungen eines Blattrandes, welche nicht die Mitte des Raumes zwischen Rand und Mittellinie des Blattes erreichen, nennt die beschreibende Botanik (je nachdem sie spitz oder gerundet enden) Zähne oder Kerben. Blätter, die nicht tief gelappt oder getheilt sind, heissen ungetheilte, auch wenn der Rand gezähnt oder gekerbt ist. Blätter ohne Zähne und Kerben des Randes heissen ganzrandige. Der Unterschied eines gezähnelten oder gekerbten Blattes von einem getheilten ist nur ein quantitativer.

---

1) Nägeli, in Nägeli und Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 89.

2) Payer, Organogénie, Taf. 1, 5, 51, 84; u. Taf. 98.

Nicht wenige Pflanzen bringen an den nämlichen Zweigen ungetheilte, gezähnte oder gekerbte, und fiederspaltige, selbst gefiederte Blätter hervor: so Bryophyllum calycinum. Gleditschia carolinensis Lam. zeigt in demselben doppelt gefiederten Blatte nicht selten mit gefiederten Seitentheilen des Blatts gleichzeitig einfache, ungetheilte Seitenblättchen. Bei der Sapindacee Irina glabra ist nicht selten die eine Längshälfte einer Blattspreite ungetheilt und ganzrandig, die andere zeigt fiederspaltige, und selbst doppeltgefiederte Zertheilung [1]. Viele Pflanzen, deren Blätter oder Blättchen gemeinhin ungetheilt oder wenig getheilt sind, entwickeln bisweilen einzelne Zweige, oder liefern bei der Aussaat Individuen mit fein zerschlitzten Blättern; — Spielarten, die oft sehr constant bleiben. Der erstere Fall ist häufig bei Carpinus Betulus, bei Fagus sylvatica, der zweite, bei Vitis vinifera, Sambucus nigra. Fagus sylvatica bringt schier an jedem Baume unter vielen ganzrandigen auch einzelne gezähnte Blätter hervor. Umgekehrt bilden Pflanzen, deren Blätter gemeinhin getheilt oder zusammengesetzt sind, bisweilen ungetheilte Blätter aus. Die mannichfachsten Uebergangsformen bietet jedes Exemplar der Broussonetia papyrifera. Von Quercus Robur sessiliflora existirt eine Form mit ganz schwach eingebuchtetem Blattrande [2]. In der weit überwiegenden Mehrzahl derartiger Fälle entspricht der Gesammtumriss und die mittlere Grösse der getheilten oder zusammengesetzten Blätter denen der ungetheilten; die Theilung ist also in örtlicher Hemmung, die Ungetheiltheit in mehr gleichmässiger Förderung des Flächenwachsthums begründet. Nur Gleditschia, und noch mehr Irina macht durch Steigerung des Längenwachsthums der gefiederten Sprossungen der Blattspreite eine auffällige Ausnahme.

Die Sprossungen der getheilten und zusammengesetzten Blätter treten sehr allgemein weit rückwärts von der Blattspitze über den Umriss des Blatts hervor, und stellen sich somit als streng seitliche Bildungen dar. Eine Ausnahme hiervon machen nur die Farrnkräuter mit getheilten oder zusammengesetzten Blättern. Die Steigerung des Wachsthums in von der Blattmediane divergirender Richtung, durch welche ein Seitenlappen oder ein Seitenblättchen angelegt wird, tritt hier in so unmittelbarer Nähe des Scheitelpunkts des Blatts (oder bei doppelt zusammengesetzten Blättern des Blättchens) ein, dass dieser Scheitel etwas zur Seite geschoben wird, und die Anlegung der Seitenlappen oder Seitenblättchen den Eindruck einer oft sich wiederholenden Gabeltheilung des Blattendes macht, bei deren Wiederholung wechselnd die nach rechts und die nach links gerichtete Sprossung in der Weiterentwickelung hinter der anderen zurück bleibt.

Kein Blattgebilde wächst nach dem Hervortreten über die Stängelfläche nach allen Dimensionen gleichmässig. Die Form keines ausgebildeten Blattes ist übereinstimmend mit derjenigen der jungen Blattanlage. Auch bei allen sitzenden Blättern ist das Längenwachsthum stärker als das Breitenwachsthum; das fertige Blatt von länglicherem Umriss, als das junge. Bei allen gestielten Blättern überwiegt das Breitenwachsthum der Spreite dasjenige des Stiels, und noch ungleicher ist das Wachsthum differenter Randstellen der jungen Anlagen getheilter oder zusammengesetzter Blätter.

Mit dieser Ungleichheit der Intensität des Wachsthums bestimmter Blattstel-

1) A. Braun, Verhandl. 35. Königsb. Naturforscherversammlung, Taf. 3.
2) Viele andere Beispiele bei A. Braun, a. a. O., p. 3 ff. des Textes.

len sind beinahe durchgehends Aenderungen des Orts der in stärkstem Wachsthum und Zellvermehrung begriffenen Region oder Regionen des wachsenden Blattes, sind Wanderungen seiner Vegetationspunkte verbunden. In den meisten Blattgebilden treten zu dem primären, nothwendig apicalen Vegetationspunkte secundäre und tertiäre Vegetationspunkte hinzu, und es bleiben diese secundären und tertiären Vegetationspunkte in allen Blättern, welche deren überhaupt erhalten, länger thätig, als der primäre. »Die Anlage der Theile, welche die Mittel»linie des Blattes zusammensetzen, erfolgt von unten nach oben, so dass also der »Scheidentheil immer zuerst angelegt wird. Das Scheitelwachsthum dauert oft »lange Zeit fort, oft hört es sehr früh auf. Die intercalare Zellbildung ist entweder »unten zuerst oder unten zuletzt beendet, oder sie hört in der ganzen Länge »ziemlich gleichzeitig auf, oder sie dauert zuletzt am Grunde noch fort. Aehnlich »verhält es sich mit der Zellenausdehnung. . . . Dies ist die allgemeine Regel für »das Längenwachsthum des medianen Theils des Blattes. Besteht dieser Theil »aus unterscheidbaren Stücken (Gliedern), so kann in jedem derselben die inter»calare Zelltheilung und die Zellenausdehnung gleichzeitig sein, oder nach einer »Richtung hin fortschreiten. Die Anlage der seitlichen Theile (Lappen, Blättchen, »Fiedern) geht von unten nach oben, oder umgekehrt, oder sie erfolgt (annähernd) »gleichzeitig. Das Breitenwachsthum des Blattes, sowie das Längenwachsthum »der Seitentheile, ist den gleichen Modificationen unterworfen, wie das Längen»wachsthum des medianen Theils [1])«.

Die Beobachtung zeigt allerwärts, bei Untersuchung der einfachsten, wie der complicirtesten Fälle, dass das Hervortreten der Blätter ebenso, wie dasjenige der aus dem Vegetationspunkte von Hauptachsen sich abzweigenden Seitenachsen, auf einer Zunahme und Ausdehnung der Substanz der äussersten, oberflächlichen Schicht des tragenden Stängels beruht. Die Aussenwand der einzigen Stammzelle stülpt sich nach aussen, wenn bei Bryopsis ein Blatt angelegt wird; sie nimmt an Flächenausdehnung zu, ohne an Dicke erheblich abzunehmen [2]), eine Ausstülpung, die von einer Zunahme der Mächtigkeit der äussersten farblosen Schichten des protoplasmatischen Wandbelegs, nicht der chlorophyllführenden inneren zunächst begleitet wird. Bei Bildung der Blätter der Charen und vieler Muscineen wölbt sich die Aussenwand einer Zelle der Aussenfläche des Achsenendes nach Aussen; die Zellenmembranen des Inneren des Stammendes folgen nicht diesem Spitzenwachsthum [3]). Und wo, wie bei der grossen Mehrzahl der Gefässpflanzen, die Aussenwände einer ganzen Gruppe von Zellen der Peripherie des Achsenvegetationspunktes sich nach aussen wölben, wenn die sanfte seitliche Hervorragung sich bildet, als welche die erste Anlage des Blattes auftritt, da beschränkt sich dieses Membranenwachsthum ebenfalls auf Zellenwände der Aussenfläche; Zellen des Stängelinneren betheiligen sich nicht an demselben [4]). Es

---

1) Nägeli, in Nägeli u. Cramer, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 89.

2) Nägeli, Algensysteme, Taf. 1, Fig. 38. Der Unterschied der Membrandicke an Stamm und Blättern ist in dieser Figur allzugross dargestellt.

3) Vergleiche die Abbildungen S. 490, 492.

4) Es war nicht überflüssig, diese Thatsachen hervorzuheben, gegenüber der von Schleiden ausgesprochenen und einst von Vielen getheilten Ansicht, das Blatt werde, durch die Thätigkeit eines im Stängel belegenen Heerdes der Zellenvermehrung, aus der Achse hervorgeschoben.

erfolgt das Wachsthum aller ganz jugendlichen Blätter an deren Spitze und Umfang; an der Spitze — dem der Stängelachse fernsten Orte der Protuberanz der Stängelseitenfläche — am intensivsten. Der Vegetationspunkt aller jugendlichsten Blattgebilde hat eine apicale Lage [1]).

Der apicale, primäre Vegetationspunkt des Blattes bleibt bei den Blattgebilden mancher Gewächse thätig bis zur Vollendung des Längenwachsthums, bei mehrzelligen Blättern bis zur Erreichung der Vollzahl der Zellen derselben. So bei den Blättern (Zellhautausstülpungen) von Caulerpa und Bryopsis [2]), den pfriemenförmigen Blättern von Pilularia, den lanzettförmigen von Scolopendrium officinarum, den vielgetheilten der meisten Farrnkräuter. Weit häufiger aber ist bei mehr- und vielzelligen Blattgebilden die Erscheinung, dass Wachsthum und Vermehrung der Zellen an der Spitze des Blattes früher enden, als in anderen Theilen desselben; dass die Zellen des apicalen Vegetationspunkts durch letzte Streckung in Dauergewebe übergehen, während an anderen Stellen des Blatts noch von Zellvermehrung gefolgtes Wachsthum der Zellen statt findet; während andere Gewebmassen des Blatts zu secundären oder tertiären Vegetationspunkten werden. Den einfachsten derartigen Fall bietet die Entwickelung der Blätter der Sphagnum-Arten. Die Anfangszelle des Blatts, welche als flache Hervorragung $^3/_8$ bis $^2/_5$ des Stängelendes umfasst, theilt sich durch eine auf der Blattfläche senkrechte, seitwärts geneigte Wand in eine apicale und eine tiefere Zelle. In der apicalen Zelle erfolgt darauf die Theilung durch eine entgegengesetzt geneigte Wand. Die jetzt dreiseitige Scheitelzelle des jungen Blatts theilt sich fort und fort durch wechselnd nach rechts und nach links geneigte Wände; die von ihr abgeschiedenen Segmentzellen durch den Chorden der freien Seitenränder des Blattes parallele Wände — Theilungen die in den jeweiligen Randzellen sich wiederholen — bis die Vollzahl der Zellen des Blattrandes erreicht ist. Dann erfolgt die letzte Streckung der zur Dauerzelle werdenden apicalen Zelle des Blatts, und in nach abwärts fortschreitender Folge die der Randzellen. Dieser Vorgang wird begleitet durch eine letzte Vermehrung der etwas stärker, als die sich streckenden Randzellen, wachsenden inneren Zellen des bleibend aus einer einzigen Zellschicht bestehenden Blattes. Jede dieser, im Allgemeinen quadratischen Zellen theilt sich durch eine, der einen Seitenfläche parallele Längswand in zwei ungleich grosse Zellen. In der grösseren beider erfolgt darauf die Theilung in eine grössere Tochterzelle mit quadratischer und eine kleinere mit parallelogrammatischer Grundfläche, durch Bildung einer, den kürzeren Seitenflächen der Zelle parallelen, zur zuvor gebildeten rechtwinkligen Scheidewand. Diese Theilungen schreiten von der Spitze des Blatts nach dessen Basis hin allmälig vor. Durch sie wird das Blattinnere umgebildet zu einem Netzwerk länglicher Zellen, welche zu je vieren quadratische Zellen umschliessen. Die letzte Streckung aller dieser Zellen, an der Blattspitze anhebend und von da abwärts fortschreitend, ist in longitudinaler Richtung am stärksten; und begleitet von Quertheilungen der schmäleren Zellen. Diese allein bewahren den Chlorophyllgehalt. Die ihre Aussenflächen zu langgezogenen Rhomboïden dehnenden breiteren Zellen verlieren diesen, wölben ihre Wände über die Blattfläche und werden zu den Spiralfaser-

1) Nägeli, Zeitschrift, 3 u. 4, p. 162, pflanzenphysiol. Unters. 1, p. 88.
2) Nägeli, Zeitschr. 1, p. 152; — Algensysteme, p. 171.

zellen mit flachen, endlich durchbohrten Tüpfeln, welche im entwickelten Blatte nur noch Luft führen. Das gesteigerte Flächenwachsthum der Blattmitte verleiht dem ganzen Blatte die nachenförmige Gestalt [1].

Die Entwickelung der Blätter anderer Laubmoose stimmt nur in den ersten Phasen mit derjenigen der Sphagnumblätter völlig überein. Bei Mnium undulatum wird, nach Anlegung des Blatts unter wiederholter Theilung der Scheitelzelle und der Randzellen, in der Art derer von Sphagnum, während beginnender Streckung der Zellen der Blattspitze, eine Zellvermehrung in den Zellen der Blattbasis bemerklich, die von da nach der Spitze fortschreitet, und welcher in gleicher Richtung vorrückend, Streckung der getheilten Zellen folgt [2]. Bei den Arten der Gattungen Polytrichum, Catharinea und besonders deutlich bei denen von Fissidens beginnt dagegen, nachdem das junge Blatt durch wiederholte Theilung von Scheitel- und Randzellen eine bestimmte Zahl von Zellen erlangt hat, in den Zellen unterhalb der Spitze eine letzte Theilung durch auf die Blattfläche senkrechte, den Seitenflächen der Zellen parallele, zu einander rechtwinklige Wände, die nach abwärts mit gesteigerter Intensität fortschreitet. Die Zellen des Blattscheitels sind von dieser Vermehrung ausgeschlossen. Sie beginnen mit Eintritt derselben die letzte Streckung. Diese Streckung rückt von der Spitze nach abwärts vor. Dicht über der Blattbasis dauert das Längenwachsthum eines Querstreifens des Blattes und die Theilung der Zellen desselben durch zur Blattmediane und Blattfläche senkrechte Wände lange an; dieses Gewebe wird zu einem intercalaren, tertiären Vegetationspunkte, aus dessen Thätigkeit der grösste Theil des Blattes hervorgeht [3]. Bei Eintritt dieses intercalaren Wachsthums hat das Dickenwachsthum der Blattmitten bereits begonnen; die Quertheilungen der Zellen finden in der Anlage der künftigen (bei Polytrichum sehr breiten) Blattrippen ebenso statt, wie in den daneben liegenden Theilen der eine einfache Zellschicht bildenden Blattfläche; in jenen indess minder oft als in diesen [4].

Die Entwickelung der Blätter der Gräser, der Carices und der Irideen verhält sich derjenigen dieser letzteren Moose ganz ähnlich. Nach Aufhören der Thätigkeit des primären, apicalen Vegetationspunktes bleibt ein tertiärer, basilarer Vegetationspunkt lange Zeit thätig; er bildet den grössten Theil der Lamina des Blattes und ganz und gar die stängelumfassende, oft sehr lange, Scheide, als welche die Blattbasis sich darstellt. Bei von Grisebach angestellten Messungen fand sich, dass ein makroskopisch unmessbar kurzes, unter dem untersten Theilstrich einer aufgetragenen Skala befindliches Stück einer 18''' langen Blattscheide von Phalaris canariensis binnen 4 Tagen auf 20''' sich verlängerte, während das 18''' lange obere Stück stationär blieb; dass bei einer 11''' langen Blattscheide von Hordeum hexastichon die Verlängerung jenes basilaren Stückes binnen dreien Tagen 70''' betrug [5]. Blätter, die sich in Petiolus und Lamina differenziren, bilden fast allgemein die Spreite früher aus, als den Blattstiel: der oder die Vegetationspunkte, welche die Gewebe der Lamina anlegen, endigen ihre Thätigkeit,

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 61; — Nägeli, in Nägeli u. Cramer, pflanzenphysiol. Unters. I, p. 76. — 2) Nägeli a. a. O. p. 84.

3) Hofmeister, vergl. Unters. p. 64; Lorentz, Moosstudien, Lpz. 1863, p. 10.

4) Die Einzelheiten des Vorgangs gehören in die Betrachtung der anatomischen Verhältnisse, und werden dort ihres Orts besprochen werden.

5) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 1844, 1, p. 154.

bevor im Petiolus das von Zellvermehrung begleitete Wachsthum aufhört. Die einzige bekannte Ausnahme von dieser Regel bilden die Farrne. Die gestielten Blätter aller anderen Gefässpflanzen beenden das Längenwachsthum der Stiele erst lange nach Ausbildung der Spreite. Die Zellvermehrung, welche den Beginn dieser letzten Verlängerung des Blattstiels begleitet, ist in der ganzen Länge des Petiolus gleichmässig bei den meisten Staubblättern (deren Filamente den Stielen vegetativer Blätter entsprechen) und Laubblättern. Manche Blattstiele besitzen einen apicalen, dicht unter der Einfügung der Lamina in den Petiolus belegenen Vegetationspunkt; so Umbelliferen, manche Papilionaceen, Mimoseen [1]. Bei anderen Blattstielen aber hat der lange thätige, intercalare Vegetationspunkt eine basilare Lage; die in andauerndem Wachsthum und andauernder Vermehrung begriffenen Zellen bilden eine durch zwei zur Längslinie des Blattstiels senkrechte Ebenen begränzte Gewebscheibe dicht über der Einfügungsstelle des Blatts in den Stängel, bei Nebenblätter tragenden Blättern dicht über dem Ursprunge der Stipulen. Beispiele: Tropaeolum, Cytisus [2]. — Die Stielchen der Blättchen zusammengesetzter Blätter verhalten sich bei ihrem letzten Längenwachsthum ebenfalls in dreierlei verschiedener Weise.

Die zusammengesetzten Blätter der Umbelliferen bilden eine Gewebeplatte dicht unter der oberen Gränze der basilaren Vagina zu einem intercalaren Vegetationspunkte aus; eine zweite im gemeinsamen Blattstiele unter der Einfügung des untersten Paares vom Seitenblättchen; eine dritte unter der Einfügung des nächsten Seitenblättchenpaares, und so fort. An den seitlichen Abschnitten doppelt und dreifach zusammengesetzter Umbelliferenblätter wiederholen sich die nämlichen Verhältnisse. Ein dünner Mediandurchschnitt des Stiels eines, 8 Mill. langen Blattes von Foeniculum officinale lässt die im Zustande tertiärer Vegetationspunkte befindlichen Gewebeplatten durch die relative Kleinheit der sichtlich in Bildung von Querscheidewänden befindlichen Zellen hervortreten.

Die Lage der Vegetationspunkte der vom Stiele differenzirten Blattspreiten kann an allen denen, welche Serraturen oder tiefere Einbuchtungen des Randes haben, mit Leichtigkeit aus der Entstehungsfolge der Einbuchtungen erschlossen werden. Wo solche Einbuchtungen fehlen, da lässt sich der, an der einen Extremität eintretende, von da fortrückende Uebergang des Meristems in Dauergewebe verfolgen. In allen beobachteten Fällen, die Farrnkräuter ausgenommen, ist die Reihenfolge dieser Vorgänge eine von der Spitze der Lamina nach deren Basis hin absteigende. Beispiele: Tilia, Ficus, Liriodendron, Acer, Umbilicus, Podophyllum, Tropaeolum [3].

Bei vielen zusammengesetzten Blättern bleibt der primäre Vegetationspunkt lange thätig; das Blatt wächst apical; an der jeweiligen Spitze wachsen und vermehren sich die Zellen vorzugsweise; an der Spitze, in aufsteigender, axifugaler Folge treten die seitlichen Sprossungen über den Umriss des Blattes hervor. So bei den Leguminosen, Umbelliferen, Araliaceen. Erst nach Anlegung aller Abschnitte, aller Blättchen der Pflanzen dieser Formenkreise tritt intercalares Wachsthum der Blattstiele und Blättchenstielchen, der Basis der Spreiten der Blättchen ein. Der Uebergang des jugendlichen Gewebes der Blättchen in Dauergewebe geschieht aber auch hier in absteigender, axipetaler Folge. Anders

1) Grisebach, in Wiegmann's Archiv, 1846, 1, p. 14. — 2) Ebend. 1844, p. 151.
3) v. Mercklin, Entw. der Blattgestalten, Jena 1846, Taf. 1, Fig. 22—26. — Trécul in Ann. sc. nat. 3e S. 20, Taf. 21—23.

verhalten sich die zusammengesetzten Blätter von Rosa, Sanguisorba, Potentilla, Cephalaria, Scabiosa, Helleborus u. v. A. Die Succession des Erscheinens der seitlichen Abschnitte ist axipetal; an doppelt zusammengesetzten, z. B. Paeonia Moutan, werden zunächst die Hauptabschnitte des Blatts in absteigender Folge angelegt, und an diesen die weiteren Abschnitte ebenfalls in absteigender Folge. — Diese Differenzen der Weise der Blattentwickelung fallen nicht durchgehends zusammen mit der Uebereinstimmung oder der Verschiedenheit der Fortpflanzungsorgane, welche zur Umgränzung der Gattungen benutzt werden. Spiraea sorbifolia z. B. entwickelt ihre Seitenblättchen in axifugaler, Spiraea lobata in axipetaler Folge [1]).

Die tiefen Einbuchtungen und Einschnitte des Umrisses der zusammengesetzten Blätter der Palmen bilden sich dadurch, dass bestimmte Streifen einer zusammenhängenden Blattspreite während der späteren Zeit des Wachsthums des Blattes absterben, und — in der Flächenausdehnung zurückbleibend — von den lebendig bleibenden Theilen des Blattes abreissen, so dass dieses eine gelappte oder getheilte Gestalt erhält. Die Streifen der Lamina, welche aus dem lebendigen Zusammenhange sich lösen, sind bei manchen Palmen von ansehnlicher Breite und Dicke; sie enthalten, ausser chlorophyllführendem Parenchym, nicht selten auch Gefässbündel; einer der Streifen zeigt deren öfters auf dem Querschnitt mehrere. — Die Löcher der Blattspreiten mancher Aroïdeen (z. B. Philodendron pertusum, Monstera deliciosa) und einiger Najadeen (Ouvirandra fenestralis) werden ebenfalls durch Absterben und Abstossung des Gewebes bestimmt umschriebener Stellen des Blatts gebildet.

Das Blatt jeder Palme ist während seiner Entwickelung von der scheidigen Basis des Stieles des nächst älteren Blattes dicht umschlossen. In dem kegelförmigen Hohlraume ist die Lamina eng eingepresst. Bei den Palmen mit gefiedertem Blatte (bei Phoenix dactylifera z. B.) ist jede Längshälfte der Lamina in viele, zur Mittellinie des Blatts nahezu rechtwinklige Falten gelegt. Bei den Fächerpalmen (bei Chamaerops humilis z. B) knickt sich die Blattspreite in so viele Längsfalten ein, als fingerförmige Abschnitte des Blattes gebildet werden sollen. Bei den Palmen mit doppeltgefiederten Blättern (bei Caryota urens z. B.) findet die Lamina weder in longitudinaler noch in transversaler Richtung den für ihr intensives Flächenwachsthum nöthigen Raum innerhalb der sie umschliessenden spitz kegelförmigen Höhlung. Sie faltet ihre Seitenhälften wiederholt in zur Längslinie des Blatts spitzwinkligen Richtungen. Ein Querdurchschnitt der noch sehr jungen Blattspreite zeigt fünf solche, nach der Vorderfläche des Blatts geöffnete Faltungen. Die der Achsenspitze abgewendeten Einknickungsstellen der Faltungen wachsen besonders in die Dicke, bilden die Längsrippe und die Seitenrippen des Blatts. Weiterhin wachsen die freien Seitenränder des Blatts ebenso wie die bereits gefalteten Flächen, noch fort und fort in die Breite. Da der Raum zur planen Entfaltung mangelt, knicken sich die Blattflächen mehr und mehr ein; endlich zeigt der Querschnitt ein vielfach gebogenes System von Faltungen, die alle auf einer der Rippen (der Hauptrippe, oder einer der Seitenrippen erster oder zweiter Ordnung) spitzwinklig sind. Die ganze Blattfläche hängt jetzt noch zusammen. Würde man einen Querschnitt auseinanderziehen, so würde man ein (an den Durchschnitten der Rippen stark verbreitertes, an den anderen Knickungsstellen sehr verschmälertes) ununterbrochenes Band von 4 bis 5 CM. Länge erhalten. Erst gegen die Zeit hin, wo das noch in der Scheide des nächstälteren Blattes eingeschlossene junge Blatt zu ergrünen beginnt, hebt das Absterben von Schrägstreifen an, welche — den Knickungsstellen parallel und einseitig von einer Knickungsstelle begränzt — zu der Haupt- oder einer der Nebenrippen spitzwinklig (soweit die Stiele der

1) Trécul, in Ann. sc. nat. 3e S. 20, Taf. 20, Fig. 18, Taf. 25, Fig. 159; Wretschko, in Sitzungsber. d. Wiener Ac. Math. nat. Kl. L., d. 6. October 1864.

Einzelblättchen von der zusammenhängenden Blattfläche sich lösen, den Seitengränzen der Rippen parallel) verlaufen. Der Vorgang beginnt an der, zuerst in definitive Streckung eintretenden Spitze des Blatts, und schreitet allmälig gegen die noch wachsende Basis hin vor. Die absterbenden Stellen zeichnen sich auf dem Querschnitte durch bräunliche Färbung von den weisslichgrünen lebendig gebliebenen aus. Namentlich die Streifen der Lamina, welche zwischen den zu Stielen sich umbildenden unteren Theilen der stärkeren Rippen absterben, enthalten Gefässbündel in Ein- bis Zweizahl[1].

Bei Ouvirandra fenestralis stirbt erst nach begonnener Entfaltung des Blatts die mittlere Partie des chorophyllhaltigen Parenchyms ab, welches in den Maschen der rechtwinklig sich kreuzenden Gefässbündel des Blatts eingeschlossen ist. Jede solche Masche erhält ein grosses, im Allgemeinen quadratisches Loch. — Bei den Aroïdeen mit durchlöcherten Blättern sind die Stellen der Löcherbildung minder fest bestimmt. Blätter ganz ohne Löcher kommen nicht selten vor. Zwischen den Löchern und den mehr oder minder tiefen Einbuchtungen des Randes finden sich bei Monstera deliciosa bisweilen Uebergänge; kein Zweifel, dass jene Einbuchtungen auch durch Absterben eines Theils der Blattfläche angelegt werden. Dem Absterben geht die Bildung eines lufterfüllten Raumes unter der Epidermis der unteren Blattfläche und eine Vermehrung der Zellen im Umfange der werdenden Lücke voraus[2].

§ 14.
Lage der Blattgebilde in der Knospe.

Die Blattgebilde zeigen auf früheren Stufen der Entwickelung sehr allgemein ein anderes Verhältniss des Wachsthums der vorderen (der Achsenspitze zugewendeten) Fläche zu demjenigen der Rückenfläche, als während der letzten Phase der Entwickelung. Das junge Blatt hat fast allerwärts in der Knospe eine andere Richtung und Lage, als nach der definitiven Ausbildung. Der Uebergang aus dieser Knospenlage[3] in die von ihr abweichende, bleibende (unter gleichbleibenden äusseren Umständen, unveränderter Stellung zur Lichtquelle, zur Lothlinie, und abgesehen von periodischen Bewegungen bleibende) Stellung ist die Entfaltung der Blätter.

Nur bei einigen Gewächsen einfachsten Baues ändert sich nicht die Lage der Blätter von der frühesten Anlegung an bis zur vollen Ausbildung. So z. B. bei Bryopsis plumosa. Selbst bei denjenigen Muscineen, deren Blätter schliesslich nur wenig von der Knospenlage abweichen, treten immerhin merkliche Richtungsänderungen derselben ein. Die Blätter von Riccia fluitans, von Marchantia polymorpha stehen nach voller Ausbildung in etwas offeneren Winkeln von der unteren Fläche des platten Stängels ab, als während der Anlegung. Die Blätter von Sphagnum cymbifolium sind in der definitiven Stellung auf der Rückenfläche stärker gewölbt, als bald nach der Anlegung. Von den Spelzen derjenigen Gräser, deren Blüthenhüllblätter während der Blüthezeit nicht von einander spreizen, gilt zum Theil dasselbe (z. B. von Leersia oryzoïdes), zum Theil das Umgekehrte (z. B. von Digitaria sanguinalis, deren

1) Diese Darstellung beruht auf Untersuchung der Blattknospe eines starken Exemplars der Caryota urens, welche ich 1863 anstellte. Dass die Palmenblätter durch Zerreissung der Blattfläche ihre Theilung erhalten, hatte bereits A. P. de Candolle erkannt und ausgesprochen (Organogénie, p. 304). Die Beschreibung der Abstossung bestimmter Gewebstreifen bei Bildung gefiederter Palmblätter, welche v. Mohl giebt (verm. Schr. p. 177), stimmt, wenn auch nicht ganz im Ausdruck, so doch im Thatsächlichen mit der meinigen überein; auch darin, dass v. Mohl in diesen Streifen bei Phoenix Gefässbündel fand.

2) Trécul, in Ann. sc. nat. III, Bot. 1, p. 57.

3) Literatur: Döll, Anhang zu dessen rheinischer Flora, Frankfurt 1843. — Henry, in N. A. A. C. L. 19, 1, p. 85; 19, 2, p. 359; 21, 1, p. 275; 22, 1, p. 169. — Abbildungen durchweges schematisch.

äussere Spelzen zur Blüthezeit auf der Rückenfläche flach, auf frühen Entwickelungszuständen von halbmondförmigem Querschnitt sind).

Die verbreitetste der hieher gehörigen Erscheinungen ist das zeitige Ueberwiegen des Wachsthums der Rückenfläche eines Blatts über dasjenige seiner Vorderfläche. Findet dieses Ueberwiegen ganz vorzugsweise in transversaler Richtung statt, oder ist das Längenwachsthum des Blatts zunächst nicht beträchtlicher als das der oberhalb seiner Ursprungsstelle belegenen Knospentheile, so wird das Blatt, in einer zur Stängelachse einwärts geneigten Stellung, an die Theile der Knospe angedrückt, welche oberhalb und innerhalb der Einfügung des betreffenden Blatts in die Knospenachse stehen. Diese Lage der Blätter einer Knospe heisst die klappige, valvate, wenn die Blätter eines Wirtels oberhalb ihrer Einfügungsstellen in den Stängel nicht erheblich sich verbreitern; oder wenn schraubenlinig gestellte Blätter in der Ursprungsstelle und oberhalb derselben keine grössere Breite erlangen, als den Bruchtheil des Stängelumfangs, welcher aus der Division der ganzen Peripherie durch die Zahl der Glieder eines Umgangs des Stellungsverhältnisses + 1 resultirt; so dass die Blätter des Wirtels oder eines Umgangs des Grundwendels einander gar nicht, oder nur mit den Seitenrändern berühren. Die klappige Lage der Blätter einer mehrblättrigen Knospe ist die denkbar einfachste. Sie kann als die für die meisten anderen Knospenlagen primitive bezeichnet werden; aus ihr gehen die mannichfaltigen differenten Lagenverhältnisse der Blätter einer Knospe zu einander hervor. Auch die später deckenden oder gerollten Blätter der Knospen z. B. von Luzulen oder von Gräsern werden in einer Lage angelegt, welche der klappigen entspricht; die weiterhin eintretenden Abweichungen von dieser Lage beruhen auf nachträglichen Verbreiterungen, zum kleineren Theile des Blattgrundes, zum grösseren Theile der Seitenränder des Blatts. Dauernd, während der ganzen Zeit des Knospenzustandes, bleibt die klappige Knospenlage erhalten: in schraubenliniger Stellung der Blätter z. B. bei den Staubblättern von Ranunculus (Fig. 156), Delphinium, Nigella und vielen anderen Ranunculaceen; in Wirtelstellungen z. B. bei den Blättern vegetativer Sprossen von Equisetum, Casuarina, den Kelchblättern der Malvaceen, den Blumenkronenzipfeln der Compositen; bei diesen Wirtelstellungen mit dichter Aneinanderdrängung der Seitenränder der einzelnen Blätter, welche bei den einschlägigen schraubenlinigen Stellungen weite Interstitien zwischen sich lassen.

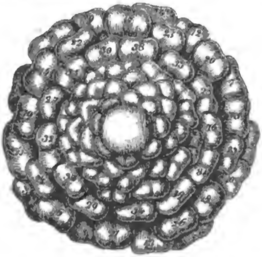


Fig. 156.

Beträgt die Breite der Ursprungsstellen consecutiver Blätter mehr, als den Umfang des Stängels dividirt durch die Gliederzahl eines Umgangs des Stellungs-

Fig. 156. Staub- und Fruchtblätter einer jungen Blüthenknospe des Ranunculus acris, in Scheitelansicht. Divergenz zweier einander folgender Blattgebilde $^{21}/_{55}$ des Achsenumfangs. Der äusserste Umgang des rechtsumläufigen Grundwendels des Stellungsverhältnisses ist gebildet von den mit 1—4 bezifferten Staubblättern. Staubblatt 4 wird von 1 nicht gedeckt (dass das Staubblatt 9 das Bl. 1 deckt, statt von diesem gedeckt zu werden, ist ein erst während des Drucks von mir bemerkter Fehler des Holzschnitts).

verhältnisses + 1, oder findet eine beträchtliche Verbreiterung der Seitenränder von Blättern mit schmäleren Ursprungsstellen statt, so greift jedes Blatt mit einem Seitenrande über die Rückenfläche eines zu demselben Wirtel, oder zu demselben Umgange des schraubenlinigen Stellungsverhältnisses gehörigen höheren Blattes über. Unter Umständen, bei grosser Breite der Ursprungsstelle, oder bei sehr beträchtlicher Verbreiterung oberhalb des Einfügungsstreifens, deckt ein tiefer stehendes Blatt mit jedem Seitenrande ein höher stehendes Blatt desselben Umganges des Grundwendels. Diese Knospenlage, von allen die häufigst vorkommende, heisst die d e c k e n d e oder i m b r i c a t i v e. In geringer Ausbildung, der Art, dass jedes Blatt nur mit einem Seitenrande das letzte, zum Theil schon dem nächsten Umgang angehörige, Blatt des nämlichen Umgangs deckt, erhält sie sich bis zur Entfaltung der Blätter in den Laubknospen von Tannen und Fichten (Fig. 157). In den meisten Fällen besteht dieses Verhältniss aber nur im Beginne der



Fig 157.

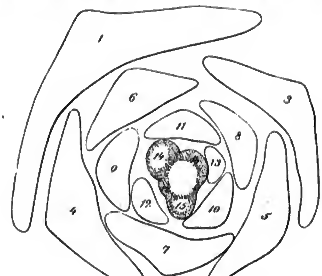
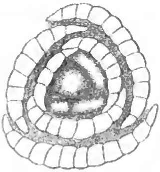


Fig. 158.

Entwickelung. Bei dem, in beistehender Fig. 158 abgebildeten Querdurchschnitt einer Blattknospe der Polygala myrtifolia erkennt man z. B., dass in dem von den Blättern 10—13 gebildeten Umgange des linkswendigen Grundwendels das Blatt 10 nur das Blatt 13 deckt; dass aber in dem Umgange 4—7 sowohl das Blatt 7, als auch das Blatt 6 von dem relativ breit gewordenen Blatte 4 gedeckt wird. Ein Cyclus des Stellungsverhältnisses, z. B. die 5 Blätter 4—8, zeigt zwei beiderseits deckende Blätter, 4 und 5; ein einseitig deckendes, 6; und zwei beiderseits gedeckte, 7 und 8. Ganz dasselbe Verhältniss tritt an den Kelchblättern der ungeheuren Mehrzahl dikotyledoner Blüthen mit fünfblättrigen Kelchen hervor (vergl. die Abbild. Fig. 64, S. 439). An den dreizeilig beblätterten Knospenachsen der Carices, der Arten von Pandanus deckt jedes Blatt die beiden nächstjüngeren Blätter, jedes derselben zur Hälfte; ähnlich ist das Verhältniss bei den in inconstanter Divergenz stehenden Blättern der Luzulen im inneren, jüngeren Theile der Knospe (siehe die Abbild. Fig. 160, Fig. 536). — Bei Pflanzen mit dreiseitig-verkehrt-pyramidaler Scheitelzelle des Stammes, deren schraubenlinig

Fig. 157. Querdurchschnitt, dicht über dem Achsenende geführt, einer Laubknospe der Pinus canadensis. Divergenz der Blätter $^5/_{13}$, Grundwendel rechtswendig. Blatt 1 deckt etwa $^2/_5$ der Rückenfläche des Blattes 4, u. s. f.

einander folgende Segmentzellen je ein Blatt bilden, ist die zweiseitige Deckung jedes jüngeren Segments oder Blatts durch die beiden nächstfolgenden von vorn herein gegeben; jedes Blatt deckt mit dem einen Seitenrande das nächstjüngere, mit dem anderen das zweitjüngere (Fig. 159; vergl. auch die Fig. 75—77, S. 456).


Fig. 159.

Alle derartigen Deckungen können bei schraubenlinig gestellten Blättern in keiner anderen Richtung erfolgen, als in der des Grundwendels und der kleinen Divergenz, so lange die Blätter sich nicht auf mehr als die Hälfte des Stängelumfangs verbreitern. Wo aber eine ungleichmässige Verbreiterung der Seitengränzen der Einfügungsstelle jedes Blattes auf mehr als die Hälfte des Achsenumfanges vor Anlegung des nächstjüngeren Blattes eintritt, der Art, dass die Mitte der Lücke zwischen beiden Rändern der Blattbasis, und somit der Entstehungsort des nächstjüngeren Blattes aus der Medianebene des zuvor gebildeten heraus gerückt wird, wie z. B. bei Musa, Luzula (vergl. S. 487), da ist die Deckung durch die breiteren Längshälften der Blätter nothwendig dem Grundwendel widersinnig; sie erfolgt in Richtung der grossen Divergenz. In dem, Fig. 160 dargestellten Querdurchschnitt einer Blattknospe der Luzula pediformis z. B. deckt das Blatt 1 mit seiner breiteren Längshälfte zunächst das Blatt 3, weiterhin erst Blatt 2; das Blatt 3 zunächst Blatt 5, weiterhin erst Blatt 4, u. s. f. — Eine einseitig stärkere Verbreiterung des Einfügungsstreifens jedes Blattes nach Entstehung des nächstjüngeren Blattes in einer der kleinen Divergenz entgegengesetzten Richtung kommt vielen Pflanzen mit schraubenliniger Stellung der Blätter zu, so z. B. Apium graveolens und anderen Umbelliferen, Prunus Avium, Costus speciosus. Anderwärts ist das Verhältniss umgekehrt, so bei Ribes petraeum (Fig. 128, S. 493), Liquidambar orientale, in weniger merklichem Grade auch bei Polygala myrtifolia, Melaleuca ericaefolia, Sempervivum tectorum, den Abietineen (vergl. Fig. 78, 79, 82, 84 auf S. 457—459). Bei den Polytrichineen kommt bald der erstere Fall vor (Fig. 124, S. 492), bald der zweite (Fig. 125, 126, S. 492). Im Allgemeinen ist der zweite Fall, das stärkere Breitenwachsthum des Blattgrundes in Richtung der kleinen Divergenz, offenbar der häufigere.

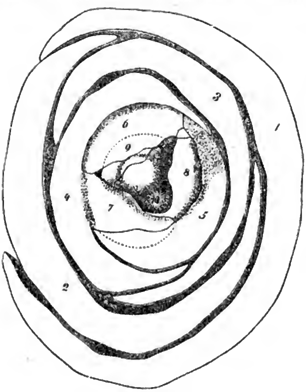


Fig. 160.

159. Scheitelansicht eines Achsenendes der Fontinalis antipyretica. Div. der Blätter $^1/_3$, Grundwendel linksumläufig.

Fig. 160. Blattknospe der Luzula pediformis, quer durchschnitten.

Die Knospenlage von Blättern, die in wenigen, 2—3, Orthostichen stehen, und welche dabei, mit scharfer Faltung in der Mittellinie, den Theil der Knospe oberhalb ihrer Einfügung mehr als zur Hälfte des Umfangs decken, nennt man reitende (z. B. Iris, Fig. 147, S. 486; Gynerium argenteum, Carex).

Die Einfügungsstelle eines Blattes in den Stängel kann nicht mehr, als den Umfang des Stängels betragen. Scheinbare Ausnahmen von dieser Regel, wie sie die Scheiden mancher Umbelliferenblätter darbieten, beruhen auf dem Anwachsen einer kleinen Strecke des dicht über der Einfügung etwas verbreiterten Seitenrandes des Blattes an die Stängelaussenfläche. Wohl aber verbreitern viele Blattgebilde sich in einem ihrer freien Theile auf mehr, als die Peripherie der Knospenachse. Bestehen dabei die oben (S. 534) vorausgesetzten Verhältnisse des Wachsthums der Vorder- zu dem der Rückenfläche des Blattes, so wird das Blatt um den oberhalb desselben befindlichen Theil der Knospe gerollt, als eine spiralig um einen Kegel oder einen Cylinder oder ein Paraboloïd gewickelte Fläche. Diese einwärts gerollte, convolutive Knospenlage kommt den Blättern vieler Gräser, Dracaenen, Zingiberaceen und Marantaceen zu. Die Richtung dieser Rollung wird bedingt durch das Verhältniss zwischen den Maassen des transversalen Wachsthums der beiden Seitenränder des Blattes. Derjenige Blattrand, welcher rascher sich verbreitert, wird bei der Einrollung der innere. Er liegt bereits dicht an der Aussenfläche des Knospenendes an zu dem Zeitpunkte, wo der entgegengesetzte Blattrand die nämliche Längskante des Knospenendes erreicht; dieser ist gezwungen, über jenen hinweg zu wachsen. — Bei Gräsern (deren Blätter durchweges zweizeilig stehen) ist die Rollung der Blätter regelmässig wechselwendig. Bei Dracaenen ist sie gemeinhin dem Grundwendel der Blattstellung widersinnig; übrigens bei constanter Richtung dieses Wendels nicht selten in der Wendung wechselnd. Mir liegen Durchschnitte von derartigen Blattknospen des Chlorophytum Gayanum vor; einer derselben zeigt z. B. linkswendigen Grundwendel, drei consecutive Blätter rechts, ein viertes links gerollt. Es erhellt aus allem diesen, dass die Verbreiterung des Blatts oberhalb der Basis in einer Periode, welche der Anlegung des nächstjüngsten Blatts nachfolgt, in den beiden Seitenrändern des Blatts ein ganz anderes Verhältniss der Intensität einhalten kann, als die Verbreiterung der Seitengränzen der Blatteinfügung, welche der Anlegung jenes Blattes vorausging. Diese ist bei den Gräsern gleichmässig, jene ungleichmässig. Diese geschieht bei Chlorophytum der kleinen Divergenz entgegen, jene bisweilen ihr gleichsinnig.

Erfolgt die Verbreiterung der einen, der rechten oder der linken, Seitenkante der (auf der Rückenfläche rascher wachsenden) Blätter eines Umgangs einer schraubenlinigen Stellung oder eines Wirtels gleichzeitig und mit grosser Intensität, so wickelt sich jedes Blatt um das an der stark verbreiterten Seite ihm nächst benachbarte: die Blätter werden sämmtlich um einander und um die Achse des Stängels gleichsinnig gerollt: contorte Knospenlage. Sie kommt vor z. B. bei den Corollenzipfeln von Apocyneen (Vinca bietet ein ausgezeichnetes Beispiel), Asclepiadeen und Gentianeen, den Corollenblätt rn von Hypericum.

Blätter, welche nahe über der Ursprungsstelle Stipularbildungen entwickeln, bilden häufig durch das deckende Aneinanderschliessen dieser rasch wachsenden Sprossungen an die analogen Sprossungen nächstjüngerer Blätter, oder durch Rollung der Stipulen oder Scheiden um jene Theile Hohlräume, innerhalb deren

der mediane, oberhalb der Einfügung der Stipulen belegene Theil des Blatts in hohem Grade selbstständig, unbeeinflusst von dem Contact ihm benachbarter Blattgebilde derselben Achse, sich entwickelt. In einer Reihe von Fällen wachsen die Stipeln der äussersten Blätter jeder, für eine Periode der Ruhe sich schliessenden Knospe sehr beträchtlich in die Länge und Breite, während die zugehörigen medianen Blatttheile kurz bleiben oder ganz verkümmern. Die mehr nach Oben und Innen stehenden Blätter dagegen, welche Lamina und Stiel vollständig ausbilden, entwickeln ihre Stipeln zu nur geringen Dimensionen. So bildet sich ein von den Stipeln der äusseren Blattgebilde umschlossener Hohlraum, innerhalb dessen die Spreiten der inneren Blätter sich entwickeln, entweder im Contact unter einander, oder völlig frei von einander. Beispiele für dieses Verhalten der Stipeln sind Prunus Avium, Liquidambar orientale, Ribes petraeum. — Häufiger aber ist die Erscheinung, dass die Stipeln j e d e s Blattes während der Knospenzeit rascher wachsen als dessen medianer Theil, so dass die aneinander schliessenden Stipeln eine Reihenfolge von Hohlräumen bilden, deren jeder nur einen medianen Blatttheil einschliesst. In den Einzelnheiten des Vorgangs herrscht ziemliche Mannichfaltigkeit. Hier einige Beispiele:

Die in Zweizahl vorhandenen Stipulen verbreitern sich nicht über die Mediane des Blattstiels hinaus, und decken zusammen nur wenig mehr als die Hälfte des Knospenumfangs an fünfzeilig beblätterten, senkrecht aufwärts wachsenden Sprossen von Castanea vesca (Fig. 161), und bei der Ampelopsis cordata (Fig. 162). An den zweizeilig beblätterten, gegen den Horizont geneigten Zweigen der Castanea vesca verbreitern sich die Stipeln der Art, dass sie hinter der Rückenfläche des Blattstiels über einander greifen, und den Umfang des oberhalb



Fig. 161.

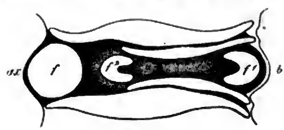


Fig. 162.

ihrer Einfügung befindlichen Theils der Knospe zu mehr als zwei Drittheilen umhüllen (Fig. 163). In den Laubknospen der Quercus Robur ist die Verbreiterung der Stipeln eine ähnliche. Noch beträchtlicher ist sie in den dreizeilig beblätterten Knospen der Erlen (Fig. 164), und in den Knospen der Planeren (Fig. 165). Die Verbreiterung der einen (unteren, dem Zenith abgewendeten) Stipula ist gang excessiv bei den gegen den Horizont stark geneigten, zweizeilig beblätterten Sprossen von Erlen, und bei den, in Bezug auf Knospenlage ihnen ganz ähnlich sich verhaltenden Blattknospen der Ulmen (Fig 166). Bei Ampelopsis hederacea bisweilen (Fig. 167, S. 540), bei Trifolium medium stets geht das Breitenwachsthum der freien Seitenränder der Stipulenpaare jedes Blatts (die auch hinter dem Blattstielrücken über einander greifen) bis zur Umrol-

Fig. 161. Querdurchschnitt der Knospe eines fünfzeilig beblätterten Sprosses der Castanea vesca.

Fig. 162. Querdurchschnitt einer Seitenknospe der Ampelopsis cordata. *ax* Hauptachse, *b* Stützblatt, *f*, *f*¹, *f*², drei Blätter der Seitenknospe, *a* Achsenende derselben.

lung des Knospentheils oberhalb ihrer Einfügung; einer Rollung, die ebenso streng wechselwendig ist, als die der gerollten Grasblätter (vergl. auch § 23). — Bei Begonia fagifolia, B. Drègei umwickelt jedesmal die obere der beiden, über die Mittellinie des Blattrückens greifenden Stipulen jedes Blattes dessen medianen Theil; die untere legt sich der oberen von aussen an

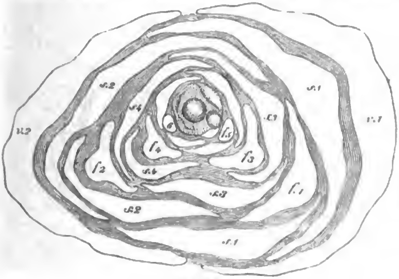


Fig. 163.

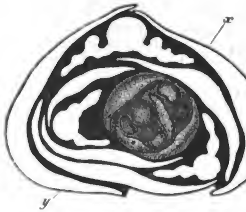


Fig. 164.

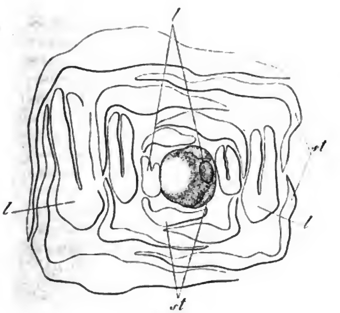


Fig. 165.

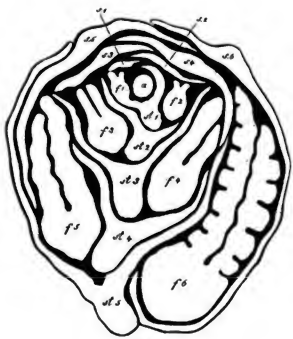


Fig. 166.

Fig. 163. Querdurchschnitt einer zweizeilig beblätterten Knospe der Castanea vesca. *v1*, *v2* die beiden ersten schuppenförmigen Blätter (Vorblätter); *s1*, *s2* u. s. f. die Stipelnpaare; *f1*, *f2* u. s. f. die zugehörigen Blätter.

Fig. 164. Querdurchschnitt einer dreizeilig beblätterten, noch sehr jungen Knospe der Alnus glauca Michx. *x* und *y* sind die Stipulae des ersten, mit seinem Rücken gegen die Hauptachse gerichteten, Blatts der Seitenknospe.

Fig. 165. Mittlerer Theil einer quer durchschnittenen Blattknospe der Planera Richardi. *st* Stipulae, *l* Laminae der Blätter.

Fig. 166. Mittlerer Theil des Querdurchschnitts einer Winterknospe der Ulmus effusa. *a* ist das Achsenende; *f1* ist die quer durchschnittene Lamina des jüngsten Blatts, *s* und *st1* ihre beiden Stipulen, deren untere, an dem linken Rande vom Schnitte unterhalb der Trennungsstelle vom medianen Theile des Blatts getroffen, schon viel grösser ist, als die obere. *f2*, *f3* sind die Spreiten, *s2 s3* u. s. f. die Stipulen der folgenden Blätter.

Die Rollung der oberen Stipula ist bei den (im Querschnitt der Knospe gesehen) rechts am Stängel stehenden Blättern rechtswendig, bei den links stehenden linkswendig (Fig. 168; be-

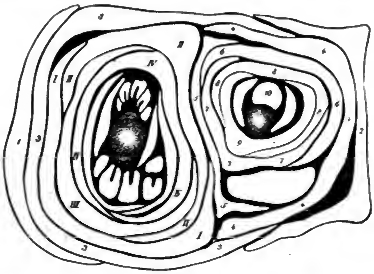


Fig. 167.

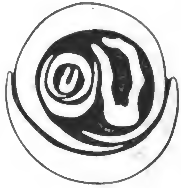


Fig. 168.

trachtet man einen Zweig mit in Entfaltung begriffenen Blättern von der Oberseite der Blätter her, so sind selbstverständlich die Stipeln der rechts stehenden Blätter linkswendig gerollt und umgekehrt).

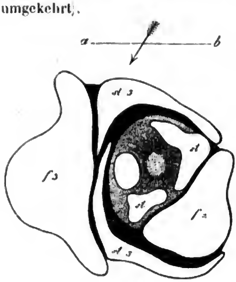


Fig. 169.

In einer anderen Reihe von Fällen greifen die, stärker als der mediane Blatttheil sich verbreiternden Stipeln nicht hinter dessen Rückenfläche, sondern vor dessen Vorderfläche übereinander. Die Stipeln schliessen den medianen Theil des Blatts, dem sie angehören, von der Umhüllung aus, und umkleiden nur die jüngeren Blätter und das Achsenende der Knospen. So bei Begonia manicata, Platanus occidentalis (Fig. 169), Celtis australis (Fig. 170). Wo solche Knospen für eine Periode der Ruhe sich schliessen, da sind die äussersten Blattgebilde derselben als schuppenförmige Blätter, ohne Differenzirung derselben in Stipulae, Stiel und Lamina ausgebildet. — Bei den Polygoneen verwachsen die ebenso gestellten Stipelnpaare jedes Blatts frühe schon zu der, die jüngeren Theile der Knospe umhüllenden Ochrea (S. 523).

Fig. 167. Querdurchschnitt einer zur Ueberwinterung bestimmten Seitenknospe der Ampelopsis hederacea, Anfang Octobers gefertigt. Die rechte untere Ecke der Figur war gegen den Erdboden gerichtet. 1 und 2 sind die beiden ersten, rechts und links vom Stützblatt stehenden, spreitenlosen Blätter der Seitenachse (der sogenannten Geize); 3 deren 3tes gleichfalls spreitenloses Blatt. In der Achsel desselben steht eine Nebenachse, die sogen. Lohde, die viel kräftiger sich entwickelt als die Geize. *I—IV* sind deren 4 erste, spreitenlose Blätter; die beiden jüngsten quer durchschnittenen Blätter, deren Stipulae und Blättchen der Lamina getrennt erscheinen, sind nicht beziffert. 4—10 sind die übrigen Blätter der Geize; oberhalb des Blatts 4 hat dieselbe noch eine zweite, weit aus der Medianebene von 4 heraus gerückte Seitenachse gebildet. — Die Zeichnung ist aus zwei consecutiven Querschnitten der nämlichen Knospe componirt, ein Verfahren, das deshalb nöthig war, weil der Scheitel der Knospenachse der Geize höher liegt, als der der Lohde.

Fig. 168. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Begonia fagifolia.

Fig. 169. Mittlere Partie einer quer durchschnittenen Laubknospe von Platanus occidentalis. *f* Blätter, *st* Stipulae. Der Pfeil giebt die Richtung der Lothlinie an; die Spitze weiset nach unten.

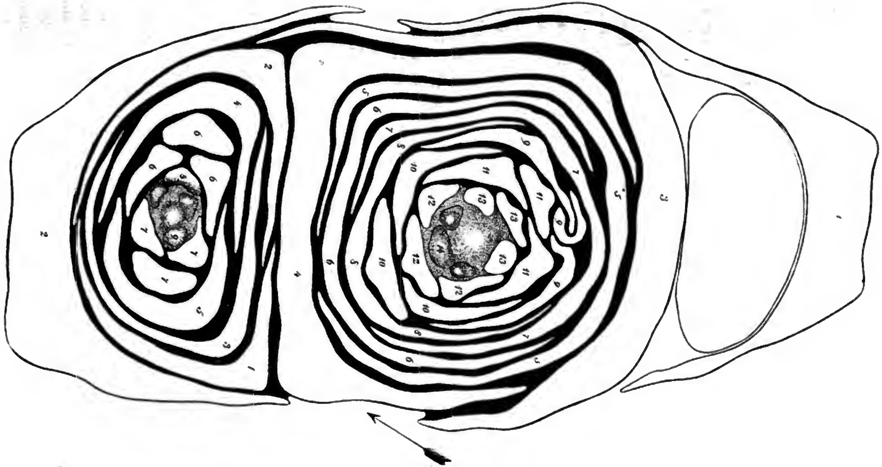


Fig. 170.

Fig. 170. Winterknospe der Celtis australis im Querdurchschnitt. 1, 2 sind die spreitenlosen Vorblätter, in deren Achseln Seitenknospen stehen. Die Blätter der oberen dieser Seitenknospen sind in der Zeichnung weggelassen. Auch die Blätter 3—9 der Hauptknospe, die Blätter 1—5 der Seitenknospe sind spreitenlos. Dagegen stehen die Stipeln der Blätter 10 und folgende jener, der Blätter 6 und folgende dieser regelmässig vor dem medianen Theile des Blatts, beziehendlich vor den quer durchschnittenen Blattstielen oder Blattspreiten.

Die Spreiten von Blättern, welche während des Knospenzustandes, die jüngeren Theile der Knospe überragend, frei stehen, oder welche einzeln in durch die Stipeln oder die Vaginen anderer Blätter gebildete Hohlräume eingeschlossen sind, zeigen bei frühzeitigem starkem Ueberwiegen des Flächenwachsthums der Rückseite über das der Vorderseite eine Einrollung der Lamina in sich selbst, eingerollte oder involutive Knospenlage der Blattspreite, oder eine Einfaltung der Lamina nach der Vorderfläche hin, der Art, dass die Hälften des gefalteten Blattes mit den Oberseiten an einander liegen: gefaltete oder plicative Knospenlage der Blattspreite.

Die Einrollung tritt ein, wenn die Steigerung des Wachsthums der Rückenfläche über das der Vorderfläche sich gleichmässig über eine weite Strecke der Blattspreite verbreitet. Sie kommt mit transversaler Einrollung (mit zu den Blattmedianen senkrechter Lage der Einrollungsebenen) vor als Rollung der ganzen Lamina um die eine der Seitenkanten bei Canna, Globba und anderen Marantaceen und Zingiberaceen. Jede Blattspreite der Knospe erfüllt allein den oberen Theil des von der Vagina des nächstälteren Blattes umschlossenen spitzkegelförmigen Hohlraums. Gleich den (umrollenden) Scheiden sind auch die (in sich gerollten) Spreiten der zweizeiligen Blätter wechselwendig gerollt. Als transversale Einrollung jeder Längshälfte des Blattes findet sie sich z. B. bei Pyrus Malus, Viola odorata, den Blättchen der Staphylea trifoliata. Longitudinale Einrollung, Einrollung in der Medianebene, zeigen Spreiten und obere Theile der Stiele der im Knospenzustande frei stehenden Blätter von Drosera und der Farrnkräuter (bei denen mit zusammengesetzten Blättern ist jeder Abschnitt seiner Mittellinie nach eingerollt, so dass die Einrollungsebenen der Seitenabschnitte zu der Medianebene des Blatts geneigt sind). Eingeschlossen in einen, durch die Stipulae des eigenen Blatts gebildeten Hohlraum stehen die longitudinal eingerollten Spreiten der Maratticeen [1]. — Die longitudinale Einrollung des oberen Theiles eines Blatts schliesst die Möglichkeit aus, dass derselbe jüngere Theile der Knospe decke.

Die Einfaltung beruht auf dem örtlichen Ueberwiegen des Wachsens bestimmter Streifen der Rückenfläche über das (in Bezug auf die Richtung dieser Streifen) transversale Wachsthum der Vorderfläche. Sie geschieht in vielen Fällen einfach der Längslinie des Blatts nach; rechts und links von dem medianen Streifen des Blatts steigert sich das transversale Wachsthum einer schmalen Strecke der Rückenfläche der Art, dass die Seitenhälften der Lamina umgeklappt, und mit den Vorderflächen auf einander gelegt werden. Beispiele bieten die Blättchen der meisten gefiederten und gefingerten Blätter, indem sie an dem gemeinsamen Blattstiele nach vorn zusammengelegt sind, und jedes für sich der Länge nach eingefaltet ist (wie Ampelopsis, Fig 162, S. 538, Galega, Vitex, Pterocarya caucasica, deren junge Blätter während der Winterzeit, nicht von den Stipulen umhüllt, völlig frei stehen), die Corollenzipfel der Campanulaceen. In der Jugend haben die Spreiten sehr vieler mit Stipulen versehener Blätter dikotyledoner Gewächse dieselbe Knospenlage; so namentlich die meisten unserer Waldbäume wie u. A. Quercus Robur, Fagus sylvatica, Carpinus Betulus, Alnus glutinosa (an dreizeilig beblätterten Zweigen ist die Längsfaltung nur angedeutet), Ulmus effusa. Bei fernerem Wachsthum tritt dazu aber in weiteren zur Mediane spitz-

1) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 5, p. 655.

winkligen Streifen der Rückseite der Lamina ein Ueberwiegen des Flächenwachsthums über das der Vorderfläche; die Seitenhälften werden wiederholt, selbst doppelt wiederholt gefaltet. Hat die Spreite nach der ersten Längsfaltung genügenden Raum zur Weiterentwickelung, so stellen sich die secundären Faltungen, auf dem Querdurchschnitt des Blatts gesehen, nach den verschiedensten Radien eines Kreises (so z. B. bei Ribes petraeum, Liquidambar orientale, Begonia Drègei). Ist die sich secundär faltende Lamina in einen spaltenförmigen Raum eng eingeschlossen, so stehen die secundären Einfaltungen, auf dem Querdurchschnitt gesehen, senkrecht auf der Ebene der primären Einfaltung (so z. B. bei Ulmus, Fig. 166, S. 539). Hierher gehört auch die Faltung der weiterhin zerreissenden Spreiten der Blätter von Fächer- und Fiederpalmen (S. 532). — Regellose Einknickungen der Blattfläche, mit Einfaltung nach vorn, in den verschiedensten Richtungen verlaufend, zeigen die Blumenkronenblätter der Arten von Papaver.

Die längs gefalteten Spreiten eines Umgangs oder eines Wirtels von Blättern können eine um die andere gerollt werden, indem entweder die strahlig zusammen geordneten gefalteten Blattbildungen in engem, geschlossenem Raume radial an Ausdehnung mehr zunehmen als der Durchmesser dieses Raumes beträgt, und dann — eines voran, die anderen folgend — in gleichsinniger seitlicher Ablenkung den zur Weiterentwickelung erforderlichen Platz suchen, oder indem nach eingetretener Faltung die gleichnamige Seitenhälfte (rechte oder linke) jedes Blatts stärker transversal wächst, als die andere Hälfte desselben Blatts. So entsteht, analog dem Uebergange aus der valvaten in die contorte, die gefaltet-übergerollte, plicato-convolutive oder supervolutive Knospenlage, wie sie an den Corollenzipfeln der Convolvulaceen, den Blattspreiten von Prunus Avium vorkommt.

Das Ueberwiegen des Wachsthums der vorderen Fläche junger Blätter über das der hinteren, und die darauf beruhende Faltung oder Rollung platter Theile der Blätter (der Spreiten) rückwärts sind wenig häufige Erscheinungen. Rückwärts gerollt, in verschiedenen, zu dem Ansatzorte des Blattstiels an die Spreite strahlig gestellten Ebenen sind z. B. die Zipfel der Lamina der Laubblätter von Primula chinensis. Transversal nach der Rückenfläche umgerollt sind die Seitenhälften der Blattspreiten von Platanus occidentalis, Rumex scutatus und anderen Arten derselben Gattung. Die Blattspreitenhälften von Rheum sind in gleicher Richtung scharf gefaltet, zugleich noch in transversal und in schräg verlaufenden Falten mannichfach geknickt. — Blatttheile einer Knospe, welche rückwärts gerollt oder gefaltet sind, können oberhalb ihrer stehende Blattgebilde nicht fest umschliessen; wo eine derartige Knospe schützende Hüllen besitzt, da sind dieselben von Nebenblättern gebildet (Polygoneen, Platanus).

§ 15.

Entwickelungsgang der Haargebilde[1]).

Die meisten Haargebilde erheben sich über die Aussenfläche des sie tragenden Pflanzentheils als Ausstülpungen der Membranen einzelner Zellen jener Fläche,

1) Literatur: Meyen, Secretionsorgane der Pflanzen, Berlin, 1837. — Weiss, die Pflanzenhaare, Berlin, 1867 (Separat-Abdruck aus den von Karsten herausgegebenen botanischen

so dass das Haargebilde, auch wenn es vielzellig wird, einen einzelligen Entwickelungszustand durchläuft. Doch giebt es auch Haargebilde, bei deren erster Anlegung die freien Aussenwände eines Complexes von mehreren Zellen der Oberfläche des Pflanzentheils sich gleichzeitig nach auswärts wölben, bei denen die neue Wachsthumsrichtung, welche das Haargebilde entwickelt, über eine Gruppe von Oberflächenzellen verbreitet ist; mit von einem Mittelpunkte aus in strahlenden Richtungen abnehmender Intensität, welcher Mittelpunkt nicht nothwendig an einer Stelle liegt, die nach Innen einer Zellenhöhle angränzt. So z. B. die Haare der Staubfäden der Centaureen, welche als gemeinsame Sprossungen zweier an einander gränzender Zellen der Oberhaut auftreten, die Stacheln der Zweige und Blattstiele der Rosen, die häutigen Lappen an Blattstielen und Blattrippen der Begonia manicata, die Blatthäutchen (Ligulae) der Gräser und der Selaginellen [1]), welche von Anfang an vielzellige Hervorragungen sind.

Viele Haargebilde von beträchtlichem Umfang, grosser Zellenzahl, platter blattähnlicher Gestalt entspringen nicht allein aus einer einzigen Zelle der Aussenfläche des sie tragenden Pflanzentheils, sondern sie durchlaufen auch ein Entwickelungsstadium, während dessen sie eine einfache Reihe linear an einander gereihter Zellen sind. So die Spreuschuppen der Farrnkräuter [2]), welche in der frühen Jugend cylindrischen, aus einer einzigen Zellreihe bestehenden Haaren (etwa denen der Blumenkronenblätter von Hibiscus Trionum) gleichen, aber weiterhin durch Wachsthum und Fächerung der Zellen ihres unteren Theils, vorzugsweise in transversaler, der angränzenden Fläche des sie tragenden Stängels oder Blattstiels paralleler Richtung den Umriss eines herzförmigen Blattes erhalten. Auch das einzige Spreuschüppchen, welches jedes Blatt einer Isoëtes nahe über dem Grunde aus seiner Vorderfläche entwickelt, besteht auf einem frühen Entwickelungszustand aus zwei Zellen, deren zweite, über die erste gestellte [3]), zu der breit herzförmigen flachen Endausbreitung der Schuppe, deren untere zu dem, auch auf dem Querdurchschnitt vielzelligen Stiele sich entwickelt.

Die Entstehungsorte der Haargebilde sind da, wo sie in Vielzahl auf einem Stängel oder einem Blatte vorkommen, über deren Flächen gemeinhin in unter sich wenig übereinstimmenden Entfernungen vertheilt. Die gegenseitige Stellung der meisten Haargebilde zeigt keine wahrnehmbare Regelmässigkeit. Doch lassen die Spreuschuppen der Stämme mancher Farrnkräuter, z. B. des Polypodium aureum, des Niphobolus Lingua, in ihrer Anordnung schräge Reihen ziemlich deutlich hervortreten. Aehnlich verhalten sich die vielzelligen Haare (der sogenannte Bart) auf der Innenseite der äusseren Perigonialblätter der gebarteten Iris-Arten. Hier stehen demnach die Haare in annähernd gleichen Distanzen. Die steilsten Schrägzeilensysteme sind gewöhnlich in nahezu oder in völlig gleicher Zähligkeit vorhanden. Diese Haargebilde stehen somit in alternirenden Parallelreihen oder, wenn schraubenlinig, nach Divergenzen, deren Zähler 2, deren Nenner eine relativ

---

Untersuchungen). Letztere Arbeit versucht zu zeigen, dass die Zunahme der Zellenzahl der Haare durch freie Zellbildung aus einem Theile des Protoplasma erfolge. Wer durch die Beobachtung zu solchem Schlusse gelangen kann, mit dem ist nicht zu streiten.

1) Die Entwickelung dieser letzteren, beginnend mit dem gleichzeitigen Wachsthum aufwärts einer Querreihe von Zellen des Blattgrundes, ist dargestellt in Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 23, Fig. 43. 44; Taf. 24, Fig. 12, 18 und Taf. 25.

2) Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 16, Fig. 22—26.

3) Hofmeister, in Abh. Sächs. G. d. W. 4, Taf. 10, Fig. 5.

hohe Ziffer ist [1]). — Die Entstehungsfolge der Haargebilde richtet sich nach der Entwickelung des sie tragenden Pflanzentheils, doch nicht mit solcher Strenge, dass die Haare in der Reihenfolge ihres Erscheinens genau nach der Richtung des fortschreitenden Wachsthums des sie tragenden Blatts sich ordneten. Nicht selten sprossen zwischen bereits angelegten Haargebilden neue hervor.

Die meisten Haargebilde sind von linearer Gestalt. Die ursprüngliche Wachsthumsrichtung ist die dauernd bevorzugte; das Haar erhält eine langgezogene Form, die eines sehr schlanken Kegels oder Paraboloïds. Viele Haare zeigen ein gesteigertes Dickenwachsthum der freien Extremität; einzellige sowohl (diejenigen, welche die vegetativen Theile des Mesembryanthemum crystallinum bedecken z. B.), als auch solche, die aus einer Zellreihe gebildet sind (k o p f i g e Haare, wie sie z. B. bei Nicotiana, Verbascum u. v. A. neben konischen vorkommen; von ganz ungewöhnlicher Grösse sind die vielzelligen, auf kurzem Stiele sitzenden, Köpfe der Haare, welche in nassen Frühjahren auf austreibenden Sprossen von Vitis, Ampelopsis vereinzelt sich entwickeln und dem blossen Augen als glashelle Perlen sich darstellen), und solche, welche zu säulenförmigen Zellenmassen sich entwickelt haben (die Haare der Inflorescenz und des Pistills von Dictamnus albus z. B.). Solche Haare nennt man Drüsen, eine Bezeichnung, die insofern nicht unzutreffend ist, als in die Zellen der verdickten Enden der kopfigen Haare eigenartige Stoffe, wie Fette, ätherische Oele, secernirt zu werden pflegen. Das zur Längsachse des Haares senkrechte, allseitig ziemlich gleichmässige Wachsthum ist in manchen Fällen excessiv und führt zur Bildung schildförmiger, im Mittelpunkte einem kurzen dünnen Stiele angehefteter Schuppen z. B. bei Elaeagnus. Bei anderen Haargebilden, welche eine platte Form erlangen, ist die Ebene, innerhalb deren das Haar vorzugsweise wächst, gegen dessen Längsachse geneigt; die Platte des Haares wird einem dünnen Stiele ebenfalls schildähnlich, aber schief angeheftet, analog der Bildung der Laubblätter von Tropaeolum, der Staubblätter von Lilium. So verhalten sich die Spreuschuppen der Farrnkräuter. Manche Haare treiben Verästelungen: die des Kelchs von Nicandra physaloïdes, der Blätter von Ribes Grossularia. Manche verzweigte Haare geben nach Anlegung von Seitenzweigen die Weiterentwickelung in der bisher eingehaltenen Hauptrichtung des Wachsthums auf: die der Innenfläche der Luftschläuche an den Blättern von Utricularia vulgaris, der Blätter von Lavatera trimestris z. B. Es kommen Zweigbildungen eben so wohl an einzelligen Haaren vor (Sternhaare der Arten von Matthiola z. B.) als an solchen, die aus einer Zellenreihe oder einer Zellenmasse bestehen.

Manche Haargebilde entwickeln tertiäre Vegetationspunkte; sie bilden einen beträchtlichen Theil ihrer Masse dadurch, dass nach begonnener Streckung der Zellen des apicalen Theils eine Region des Haares im Zustande des Meristems verharrt, weiter wächst und die Zahl der Zellen vermehrt. So die Haare der Polypodiaceen und der Marsileaceen; auch diejenigen, welche nicht zu Spreuschuppen sich entwickeln, sondern einfache Zellreihen bleiben, wie die von Pteris aquilina, von Pilularia. Nach erfolgter Streckung der terminalen Zellen dauert Wachsthum und Scheidewandbildung in basilaren Zellen noch fort: bei den eben genannten nur in longitudinaler Richtung, so dass die neu gebildeten, einge-

1) An Stämmen des Niphobolus Lingua fand ich die Spreuschuppen auch nach der Div. $^5/_{13}$ geordnet: vergl. Unters. p. 96. Scheint ein Ausnahmefall gewesen zu sein.

schalteten Zellen niedrige Cylinder (bei Pilularia, wo die Theilungswände gegen die Achse des Haares geneigt stehen, Ellipsencylinder) sind. Bei der grossen Mehrzahl der Farrnkräuter hebt, nach begonnener Längsstreckung der 2—4 Endzellen des bis dahin eine einfache Zellreihe darstellenden Haares, in den tieferen Zellen desselben das von Fächerung der Zellen durch Scheidewände begleitete Wachsthum in transversaler Richtung an, welches nach der Basis des Haares hin an Intensität zunehmend, und dicht über der Einfügung des Haares in den tragenden Theil lange andauernd, die gestreckt paraboloïdische Zellreihe in ein breites, plattes, am Grunde tief ausgerandetes, vielzelliges Spreuschüppchen umgestaltet [1]). Auch die vielzelligen Haare des Kelches von Hibiscus Trionum zeigen intercalares Wachsthum und intercalare Zellvermehrung des unteren Theils. Er wird bauchig, und theilt seine Zellen sowohl durch Längs- als auch durch Querwände.

§ 16.

Fehlschlagungen.

Es ist eine häufig vorkommende Erscheinung, dass Theile von Blättern, oder ganze Blätter, oder Blattkreise, selbst ganze Sprossen mit einer Vielzahl von Blattgebilden nach der ersten Anlegung in der Weiterentwickelung still stehen; dass sie dann entweder aus dem Zusammenhange mit dem lebenden Pflanzenkörper treten, abgestossen werden; oder in geringer Ausbildung, in einer von der gleichwerthiger Theile weit abweichenden Beschaffenheit weiter vegetiren: dass sie fehlschlagen (verkümmern oder abortiren). Fehlschlagungen treten im Gange der Entwickelung bestimmter Pflanzenformen regelmässig an den Gebilden ein, welche überhaupt von ihnen betroffen werden. Sie üben in diesen zahlreichen Fällen einen mächtigen Einfluss auf die Gestaltung der Pflanze.

Einige Beispiele des Fehlschlagens von Blatttheilen: das die beiden obersten Blättchen überragende Endstück paarig gefiederter Blätter von Leguminosen ist an jungen Blättern in der Knospe weit grösser als eines der Seitenblättchen; bei Cassia marylandica z. B. 4mal länger als die obersten derselben zur Zeit des Beginns des intercalaren Wachsthums. Am entwickelten Blatte ist dieses Endstück ein unscheinbares, etwa 1 Mill. langes Spitzchen. Das Endstück des Blattes der blättchenlosen neuholländischen Acacien verkümmert in den meisten Fällen; nur vereinzelte Blätter (insbesondere junger Pflanzen) der Acacia melanoxylon z. B. bilden am oberen Ende des radial zur Achse verbreiterten Blattstiels einige gefiederte Abschnitte aus. — Die medianen Theile der unteren Blätter sich schliessender Knospen von Rosaceen, Cupuliferen, Juglandeen gelangen nicht über die Entwickelungsstufe hinaus, auf welcher sie als niedrige Wärzchen zwischen den hervorsprossenden Anlagen der Stipeln stehen. In diesem Zustande verharren sie, während sie an höher stehenden Blättern derselben Sprossen zu Spreiten und Stielen der Blätter sich entwickeln. — Cassia marylandica, Acacia lophantha bilden unterhalb der tiefst stehenden Blättchenpaare, viele Arten der Gattungen Prunus und Amygdalus bilden am Blattstiele seitliche Sprossungen, bald paarweise einander gegenüber gestellt, bald vereinzelt. Die jungen Zustände dieser Sprossungen gleichen denen von Seitenblättchen. Statt aber platte grosse Bildungen zu werden, entwickeln sie sich nur zu knopfförmigen, meist von oben her plattgedrückten Hervorragungen (in welche regelmässig ein Gefässbündel, eine Abzweigung eines von denen des Blattstiels, eintritt). Nur bei Cassia

1) Hofmeister, vergl. Unters. Taf. 16, Fig. 25, 26.

marylandica erreichen die meisten dieser verkümmernden Seitenblättchen eine eyförmige, einzelne Paare gelegentlich auch eine blattähnliche Gestalt.

Beispiele des Fehlschlagens einzelner Blätter liefern u. v. A. die Karpelle der Terebinthaceen; sie verkümmern, auf einem relativ späten Entwickelungszustande, z. Th. (bei Rhus z. B.) nach Anlegung der Eychen, bis auf eines; die Stützblätter der Achsen zweiter Ordnung der Grasinflorescenzen (nur bei den untersten solchen Zweigen der Seslerien gelangen sie zur Entwickelung[1]), die Glumae von Oryza, Leersia, das hintere Staubblatt der Blumen von Scrophularia nodosa. Die Verkümmerung ganzer Blattkreise zeigt sich in ausgedehntester Weise bei der weit überwiegenden Mehrzahl der eingeschlechtigen phanerogamen Blüthen: die Eingeschlechtigkeit beruht auf dem Fehlschlagen der Staubblätter in den weiblichen, der Fruchtblätter in den männlichen Blumen. Die Verkümmerung tritt ein auf einem frühen Entwickelungszustande z. B. bei Cucurbita, auf einem mittleren bei Lychnis diurna, Loranthus europaeus, auf einem späten bei Silene inflata. Der Abort ganzer Sprossen, die eine Anzahl von Blätteranlagen tragen, findet sich u. A. bei den langstielig werdenden Anlagen von Aehrchen (es sind gemeinhin die Achsen dritter und späterer Ordnung der Inflorescenz) der Setarien und Penniseten. Nach Anlegung der drei Glumae und gelegentlich auch einer Palea entwickeln diese Aehrchen-Rudimente sich nicht weiter, sie vertrocknen späterhin, und fallen meistens von den inzwischen langgestreckten Stielen ab, welche die Borsten der Inflorescenz darstellen. Auf einem späteren Entwickelungszustande verkümmern ziemlich regelmässig die Erstlingsblumen der Inflorescenzen vieler Solaneen und Borragineen (z. B. Atropa, Nicandra, Omphalodes), der Begonia manicata u. v. A.

Von der Verkümmerung streng zu unterscheiden ist sowohl die durchgreifend geringe Ausbildung bestimmter Gebilde, die sammt und sonders auf niederen Entwickelungsstufen stehen bleiben, wie z. B. der vegetativen Blätter der Opuntien, der Kelchblätter von Galium und der meisten Umbelliferen, als auch das bei bestimmten Pflanzenformen *gänzliche Unterbleiben* der Entwickelung von Sprossungen, welche an ähnlichen Formen vorkommen. Die Stützblätter der oberen Blumen der Cruciferen-Inflorescenzen sind nicht verkümmert, sondern überhaupt nicht vorhanden. Die Vorblätter der Blumen der Leguminosen schlagen nicht fehl; sie werden überhaupt nicht entwickelt[2].

Es ist nicht gleichgültig, namentlich für die Erforschung der nächsten Ursachen der verschiedenartigen Gestaltung der Pflanzen nicht gleichgültig, ob der Ausdruck gebraucht wird: »die und die Theile, etwa ein Kreis von Blättern, sind fehlgeschlagen«, oder: »diese Theile, welche bei ähnlichen Pflanzenformen vorkommen, werden bei der vorliegenden überhaupt nicht gebildet«. Die Methode des Vergleichens fertiger Entwickelungszustände unter einander und das Bestreben, minder reich ausgestattete Sprossen (Blüthen z. B.) als theilweis verkümmerte analoge Bildungen ähnlicher Pflanzenformen zu deuten, haben zu Auffassungen geführt, deren Irrthümlichkeit durch die Entwickelungsgeschichte dargethan wird[3]. Insbesondere

---

1) Röper, zur Flora Mecklenburgs, 2, p. 42. Anm.

2) Das Paar blättchenähnlicher Gebilde an den Blüthenstielen mancher Genisteen, z. B. des Cytisus sagittalis, sind die Stipeln des Stützblatts, die an den Blüthenstiel angewachsen sind, und zwischen denen und dem medianen Theile des Stützblatts intercalares Wachsthum jenes Stieles eintritt. Bei Cytisus Laburnum und Cytisus alpinus erfolgt jenes intercalare Wachsthum unterhalb der Verwachsungsstelle auch des medianen Theils des Stützblatts mit dem Blüthenstiel.

3) Vergl. z. B. den Abschnitt über »Schwindekreise« bei A. Braun, Verjüngung, p. 99 ff. Es wird angenommen, bei Glaux seien (zwischen Perianthium und Staubblättern) zwei Blattkreise geschwunden; — es wird aber hier überhaupt keine Corolle angelegt. — Der Grundwendel der Stellung der Blattgebilde vieler Blüthen lässt sich nicht ohne Sprünge von den Staub- zu den Fruchtblättern fortführen; wie sehr irrig es ist, daraus das Fehlschlagen einer

wird die Forschung davor sich zu hüten haben, aus dem gelegentlichen Vorkommen von Ausnahmebildungen (Missbildungen, neu auftretenden Varietäten) zu schliessen, dass die Anlage zu solcher Bildung schon in der normalen Form vorhanden sei. Diese Folgerung ist von Morphologen sehr oft gezogen worden; consequent auf ihre Prämissen zurück geführt, leitet sie zu einer Vorstellung vom Wesen der Entwickelung der Organismen, welche von der alten Einschachtelungstheorie der Keime in einander nicht weiter sich unterscheidet, als Darwin's provisorische Hypothese von der Pangenesis[1].

§ 17.

Verwachsungen.

Differente Theile einer und derselben Pflanze, die einander unmittelbar berühren, während sie noch an Volumen zunehmen, verwachsen mit einander, dafern ihre Oberflächen von gleicher Beschaffenheit sind. Sprossungen, welche in naher Nachbarschaft und in wenig divergirenden Richtungen sich entwickeln, verschmelzen bei Homogeneität der Aussenflächen mit einander an den Stellen, innerhalb deren sie in Folge ihres Dickenwachsthums sich berühren. Zwei dicht aneinander gränzende, in Neubildung begriffene Auszweigungen des Plasmodium eines Myxomyces stellen eine einzige, nur am wachsenden Vorderrande zweilappige Masse dar. Consecutive, schwach divergirende Achsen des Auszweigungssystemes vielzelliger Pflanzen verschmelzen oft auf weite Strecken zu einem einzigen Körper von kreisrundem oder breitgezogenem Querschnitte (gabelnde Wurzeln von Selaginellen, vegetative Sprossen von Marchantieen und Riccieen z. B.). In ausgezeichneter Weise tritt eine derartige Verwachsung bei der sogenannten Fasciation ein, der Verwachsung zahlreicher consecutiver Achsen, die ganz vorzugsweise in einer Ebene sich entwickeln, zu einem platten Körper, wie sie bei vielen Gefässpflanzen, z. B. Alnus, Robinia, Polemonium, Dipsacus als nicht seltene Abnormität vorkommt, und bei Gartenvarietäten der Celosia cristata[2]) zu einer streng erblichen Entwickelungsweise geworden ist. — Blätter verwachsen weithin mit Zweigen, die oberhalb ihrer Mittellinie aus der sie tragenden Achse entspringen (die Stützblätter mit den Blüthenstielen in den Trauben von Cytisus Laburnum, in den Wickeln vieler Borragineen und Solanaceen, u. A. Omphalodes verna, Atropa Belladonna). Die Verwachsung von Blättern mit ihnen superponirten Blättern ist sehr häufig (Staub- und Kronenblätter der Petalostemonen, wie Labiaten, Personaten, Primulaceen u. v. A.), und noch häufiger die seitliche

Mehrzahl von Blattwirteln zu folgern, zeigen die S. 492 ff. aufgeführten Beispiele. Die Stellung der Fruchtblätter scheint sich zu richten nach der Stellung der Blattgebilde der Blüthe, welche zur Zeit des Auftretens der Karpelle auf das Ende der Blüthenachse eine zerrende Wirkung üben; es brauchen dies durchaus nicht nothwendig die den Fruchtblättern nächststehenden Blattgebilde zu sein. Die frühzeitige Anlegung der Fruchtblätter, selbst vor den Petalen, ist wahrscheinlich ein sehr verbreiteter, nur bei der plumpen Form der Karpellanlagen leicht zu übersehender Vorgang. — Aus der Betrachtung fertiger Zustände lässt sich über diese Fragen nichts Endgültiges ableiten. Man sehe z. B. die interessante Controverse zwischen Krause und Röper über die Frage »ist die Stellung der Fruchtblätter von der des vorausgehenden Blattkreises unabhängig?« in Bot. Zeit. 1846, p. 1 und p. 209.

1) Darwin, on Variation, London 1858, 2, p. 357.

2) Vergl. Moquin-Tandon, in De Candolle Prodr. 13, 2, 242. Die normale Form der Pflanze (C. castrensis L.) hat sitzende, eyförmig-zugespitzte Aehren.

Verwachsung unter einander der Blätter eines einfachen oder zusammengesetzten Wirtels (die 6 Blätter der Perigonien von Funkia, Convallaria, die 5 des Kelchs von Primula, die 5 der Corollen der meisten gamopetalen Dikotyledonen, die 5 des Staubblattkreises der Asclepiadeen, die 6 der zwei alternirenden Staubblattwirtel von Ruscus, die Karpelle parakarper und synkarper Pistille z. B.). Eine nicht seltene Erscheinung ist es, dass Theile, die bei einer gegebenen Pflanzenform verwachsen, bei einer im Uebrigen ihr sehr ähnlichen Pflanzenform getrennt sich entwickeln. Die Griffel von Bulbocodium z. B. sind zu einer Röhre verwachsen, die von Colchicum und Merendera sind frei von einander. Die Perigonialblätter von Loranthus europaeus stehen einzeln; bei L. chrysanthus Bl. und vielen anderen tropischen Arten der Gattung sind sie zu einer Röhre verwachsen. Die Staubblätter der Podalyrieen stehen frei, die der meisten anderen Papilionaceen sind sämmtlich, oder alle bis auf das eine median nach hinten stehende, mit den Basen der Filamente zu einem röhrenförmigen Gebilde verwachsen.

Ist die Intensität des Längenwachsthums in früher Jugend verwachsender differenter Sprossungen derjenigen ihres Dickenwachsthums nur wenig oder gar nicht überlegen, so erscheint das Verwachsungsprodukt als einfacher, an dem wachsenden Ende ungetheilter Körper, dem die Entstehung aus differenten Theilen nicht angesehen werden kann. Dieser Fall ist häufig als Jugendzustand verwachsener Blattwirtel, die einen gleichhohen Ringwall bilden, auf dessen oberem Rande erst späterhin die Spitzen der Einzelblätter (in Folge eines Nachlassens des Breitenwachsthums) hervortreten: Blattwirtel der Equiseten, Corollen von Primula, Globularia, Rubia und wahrscheinlich noch mancher andern Gamopetalen [1]. In manchen Fällen unterbleibt diese Differenzirung der Wachsthumsintensität, und das aus der Form des Ringwalls in die einer Röhre oder eines Kruges übergehende Gebilde zeigt einen ungetheilten Saum: Perianthium von Aristolochia [2], Pistill von Primula. In solchen Fällen kann das Verwachsensein des Gebildes aus differenten Sprossungen nur aus der Analogie mit ähnlichen Formen gefolgert werden, so z. B. aus der von Aristolochia mit Asarum.

Es besteht kein thatsächlicher Unterschied zwischen der Bildung solcher Verwachsungen weiterhin sich differenzirender Sprossungen zu einem vom ersten Hervortreten an einfachen Körper, und zwischen der Anlegung einer einfachen Sprossung, aus welcher weiterhin von der ursprünglichen Entwickelungsrichtung wenig divergirende seitliche Sprossungen sich entwickeln. Die erste Annahme lässt zahlreiche, in nahezu parallelen Richtungen wachsende Gewebmassen durch intensives Dickenwachsthum zu einem einzigen Körper zusammenfliessen, um aus diesem weiterhin die einzelnen, ihn constituirenden Sprossungen bei abnehmendem Dickenwachsthum gesondert hervortreten zu lassen; die zweite lässt durch ein nach einer einzigen Richtung erfolgendes, von starkem Dickenwachsthum begleitetes Längenwachsthum eine Protuberanz bilden, aus welcher neue Sprossungen sich erheben. Die der Beobachtung zugänglichen Thatsachen sind für beide Auffassungen durchaus die nämlichen; welche von ihnen Platz greifen

1) Vergl. Barnéond, in Ann. sc. nat. 3. Sér. 8, p. 344. Die Angaben dieses Verf. sind mit Vorsicht aufzunehmen; seine Arbeit über Trapa (a. a. O. 9, p. 222) enthält Irrthümer der schwersten Art. In Bezug auf die oben genannten Familien stimmen die Angaben Payer's und meine eigenen Beobachtungen mit denen Barnéond's überein.

2) Payer, Organogénie, Taf. 91.

soll, ist im gegebenen Falle eine Frage der Convenienz; eine Frage, welche durch Vergleichung der Entwickelung analoger Bildungen der Entscheidung nahe gebracht werden kann. Wenn die Richtung des Längenwachsthums der einzelnen Sprossungen von derjenigen der ursprünglichen einfachen Protuberanz erheblich differirt, dann kann kein Zweifel darüber obwalten, dass man es mit absolut neu auftretenden Bildungen zu thun hat. Die Bündel (Phalangien) der Staubgefässe der Tiliaceen und Hypericineen z. B. sind unzweifelhaft zusammengesetzte Blätter, deren Abschnitte zu Staubgefässen sich ausbilden; und nicht Verwachsungsprodukte zahlreicher Einzelblätter. Denn die Entwickelungsrichtung der unteren der in axipetaler Folge sich entwickelnden Sprossungen muss nothwendig von derjenigen des Endstücks weit abweichen, welches die primäre Entwickelungsrichtung einhält. Zweifelhafter ist die Natur der Phalangien von Staubblättern der Gattungen Melaleuca, Calothamnus und Verwandter. Die einzelnen Staubgefässe entwickeln sich in axifugaler Folge; sie spreizen mässig von der Mediane der Phalanx. Bei nahe stehenden Formen finden sich unzweifelhafte Wirtel (vielzählige) einzelner Staubblätter (so bei Punica Granatum). Gleichwohl müssen diese Bündel als zusammengesetzte Blätter gedeutet werden; nicht allein wegen der immerhin nicht unerheblichen Divergenz der einzelnen Abschnitte von der Medianlinie, sondern auch wegen der grossen Zeitdifferenz zwischen dem Auftreten der untersten und der obersten der Abschnitte, und wegen des entscheidenden Umstandes, dass die ursprüngliche Protuberanz an Länge noch zunimmt, nachdem die ersten seitlichen Sprossungen über ihre Fläche hervortraten, — entscheidend weil er beweist, dass bei Fortdauer des Wachsthums in der ursprünglichen Richtung in völlig neuen, von dieser divergirenden Richtungen Sprossungen gebildet werden.

Die meisten Verwachsungen finden zwischen sehr jugendlichen, in Berührung mit einander tretenden Sprossungen statt. An sehr jungen Gebilden findet sich eben am häufigsten die zum Gelingen der Verwachsung nöthige Homogeneität der Oberfläche. Doch fehlt es auch nicht an Beispielen der Verwachsung älterer, weit entwickelter Bildungen. Dahin gehört — um einige recht schlagende Fälle zu nennen — die Verwachsung zweier Endosperme in den Fruchtknoten solcher Blüthen von Viscum album, in denen zwei Embryosäcke befruchtet wurden; die Verwachsung der sich berührenden Stellen der Rückenflächen der nach Innen gewendeten Kotyledonen der Embryonen, welche in diese Endosperme eingeschlossen sind [1]; die Verwachsung der Fruchtknoten der beiden seitlichen Blumen der Inflorescenz, welche durch eine fehlschlagende Gipfelblüthe ursprünglich getrennt sind, wie sie bei Lonicera alpigena regelmässig, bei Lonicera tatarica gelegentlich eintritt, die nicht seltene Verwachsung zweier Früchte, die von benachbarten differenten Blumen stammen, bei Pyrus Malus; das Anwachsen der Aussenfläche der Samenschale an die Innenfläche der Fruchtwand in der reifenden Frucht der Gräser. — Die Verwachsungen, welche bei Ueberwallungen der Wunden von Holzpflanzen, nach dem Eindringen der Wurzeln parasitischer Gefässpflanzen in das Gewebe des Wirthes stattfinden, gehören nicht hieher. Sie vollziehen sich zwischen sehr jugendlichen Geweben, nach Verdrängung oder Verflüssigung zwischenliegender älterer Gewebe.

1) Decaisne, Mém. Acad. Bruxelles, XII, Taf. 2, Fig. 27—31.

Von den Verwachsungen streng zu unterscheiden ist eine Reihe von Bildungen, welche im fertigen Zustande Verwachsungen ähneln, aber einen wesentlich anderen Entwickelungsgang haben: die becherförmigen Gestaltungen von Achsenenden, welche — nach Herstellung der Becherform durch hohe Steigerung des Dickenwachsthums nahe unter dem Scheitel, und dadurch bewirkte Bildung eines der Achse angehörigen, deren Scheitelpunkt umgebenden Ringwalles (S. 407) — auf diesem Ringwalle, seiner Aussenfläche, oder seinem oberen Rande, oder seiner Innenböschung, eine Vielzahl von Blattgebilden anlegen, die verschieden weit vom Scheitelpunkte der Achse entfernt sind. Dies ist der Gang der Entwickelung der meisten Blüthen, welche mit sogenannten unterständigen Fruchtknoten oder Kelchröhren versehen sind. Die Aushöhlung der Blüthenachse ist schon zu der Zeit vorhanden, zu welcher die ersten, äussersten Wirtel der Staubblätter von Rosaceen, Myrtaceen, Oenothereen, Lythrarieen, Cacteen angelegt werden. Wenn die Blüthenachse von Iris, Echinops, Galium, überhaupt der allermeisten epigynen Blüthen hohl zu werden beginnt, sind die Fruchtblätter noch gar nicht aus ihr hervorgesprosst. — Derartige Aushöhlungen der Blüthenachsen sind zu Anfang allerwärts nur seicht. Ihre oft sehr beträchtliche schliessliche Tiefe verdanken sie dem Eintritte eines intercalaren Längenwachsthums, welches in den allermeisten Fällen auf einen Gewebegürtel des ausgehöhlten Theils der Achse sich beschränkt, und nur in einzelnen Formenkreisen auf die basilare Region der dem Walle aufsitzenden Blattgebilde sich mit erstreckt. So bei den Melastomaceen. Bei vielen derselben, Centradenia, Heterocentron z. B. verwachsen dorsale Wülste der, auf der Innenböschung des hohlen Achsenendes entstehenden Fruchtblätter mit dieser Böschung auf eine sehr kurze Strecke, so dass acht flache Gruben im Umkreise der Fruchtblätter gebildet werden. In das Gewebe der diese Gruben trennenden und umgebenden Gewebmassen erstreckt sich das weiterhin eintretende intercalare, der Blüthenachse parallele Wachsthum, so dass acht, tief zwischen Rückenflächen der Fruchtblätter und Innenböschung der hohlen Blüthenachse herab reichende Löcher gebildet werden, in welche hinein die abwärts sich krümmenden Antheren wachsen. — Die ältere Morphologie fasste derartige Vorkommnisse als V e r w a c h s u n g e n consecutiver Blattkreise der Blüthen auf. Seit der Ermittelung der Thatsache, dass die Blüthenachse hohl ist, b e v o r die angeblich mit weiter nach Aussen stehenden Blattgebilden verwachsenen Blätter in die Erscheinung treten, ist jene Auffassung völlig unzulässig [1].

§ 18.

Begränztheit der Lebensdauer aller Pflanzentheile.

Kein Theil einer Pflanze hat eine unbegränzte Existenz. Der Vegetation eines jeden ist ein endliches Ziel gesetzt, wenn auch in manchen Fällen ein weit hinaus liegendes. Die anscheinend unbegränzte Dauer mancher Pflanzentheile, der Stämme langlebiger Bäume z. B., deren Dasein nur durch äussere, zufällige Schädlichkeiten beendet wird, beruht auf der steten Erneuerung von Mänteln von Gewebe unter der Oberfläche des Gebildes, während dessen Substanz vom Cen-

1) Schleiden, Grundz. 1. Aufl. S. 252.

trum und von der Peripherie her stetig abstirbt. Im Cambium wird neues Holz, neue secundäre Rinde fort und fort gebildet. Das alte Holz im Centrum wandelt sich zu Kernholz um, vermodert endlich. Die Rinde blättert Kork- oder Borkenstücke ab (in seltenen Fällen, bei Viscum album, auch nur Stücke der Aussenflächen der sehr dick werdenden Epidermiszellenmembranen); innerhalb der Gränze, bis zu welcher die Abblätterung reicht, findet Wachsthum und Vermehrung der Zellen, also Neubildung, in transversaler Richtung statt (und zwar ganz vorzugsweise innerhalb der Rindenmarkstrahlen), so dass die Rinde in ihren äusseren Theilen dem Dickenwachsthum des Holzes Schritt hält.

Ganz allgemein sterben die älteren Theile der Pflanzen ab in Richtung des bevorzugtesten Wachsthums; so dass das Absterben in Richtung der Hauptachse, von hinten her nach vorn oder von unten nach oben fortschreitet. Die Erscheinung ist vielfach verdeckt bei Pflanzen mit lange und kräftig vegetirender Hauptwurzel durch die Entwickelung dieser. Aber auch bei solchen ist jene Erscheinung vorhanden auf den mittleren Entwickelungszuständen der embryonalen Achsen. Die zu Embryoträgern gewordenen Vorkeime, die älteren hinteren Theile der embryonalen Achsen, wie sie allen Blüthenpflanzen ohne Ausnahme zukommen, beendigen ihr Leben noch vor Eintritt der vollen Reifung des Samens. Ihre Zellen füllen sich nicht mit Reservenahrungsstoffen, sie collabiren und verschrumpfen (Coniferen z. B.), oder verdicken sich excessiv (Crocus z. B), oder sie werden verflüssigt (Lupinus z. B.). Wo eine Hauptwurzel fehlt, oder wo sie nur kurze Zeit vegetirt, da ist das nach dem Scheitel hin stetig fortschreitende Absterben älterer Theile der Hauptachsen höchst augenfällig: bei allen Zwiebelgewächsen, den Palmen, Farrnkräutern, Lycopodiaceen z. B.

Die Achsen, welche mit Blüthen endigen, leben nur eine, höchstens zwei Vegetationsperioden. Auch viele vegetative Achsen functioniren nur während einer Vegetationsperiode; sie sterben nach derselben bis auf ein basilares Stück ab, welches der Weiterentwickelung fähige Knospen trägt (perennirende Gewächse oder Stauden), oder sie gehen nach Ablauf der Vegetationsperiode ganz zu Grunde (annuelle Gewächse). Selbst zahlreiche Bäume und Sträucher lassen die Endstücke ihrer beblätterten Zweige regelmässig abfallen, z. B. Tilia, Catalpa, Sambucus. Bei Taxodium distichum fallen im Spätherbst alle schwächern Zweige der heurigen Sprossen am Grunde ab; nur die Hauptsprossen (Ruthen) bleiben stehen und entwickeln im nächsten Jahre aus bis dahin ruhenden blattachselständigen Seitenknospen neue schmächtige Sprossen, die im Herbste nicht bis zum Grunde abfallen, sondern aus dem, wenige Vorblätter und Seitenknospen tragenden basilaren Stücke in künftigen Jahren weitere Zweige austreiben, u. s. f. [1]). Die Seitenzweige mit unentwickelten Internodien der Kiefern, die schwächeren (meist auch gestauchten) Seitenzweige der Eichen, Ulmen, Pappeln, Weiden und vieler anderer Laubhölzer werden nach zwei- bis mehrjähriger Existenz von den stärkeren Aesten abgestossen; bei den Laubhölzern nahe über dem Grunde, aber so, dass noch einige ruhende Knospen erhalten bleiben. Nicht selten haben solche Absprünge sehr beträchtliche Dimensionen, bei Quercus bis zu $2^1/_4$ Fuss, bei Populus canescens bis zu $3^1/_2$ Fuss Länge [2]). Vielfach endigen Seitenachsen von Holzpflanzen auch dadurch ihr Leben, dass sie bei Beschattung von obenher und

1) A. Braun, in bot. Zeit. 1865, p. 114. — 2) Röse, ebendas. p. 112.

durch Verkümmerung der Saftzufuhr vermöge der Einpressung ihrer basilaren Stücke in das Holz des rasch sich verdickenden Stammes verkümmern und abdorren; so z. B. im Schluss wachsende Fichten und Tannen.

Für Blattgebilde ist die Beschränkung der Existenz auf eine oder wenige Vegetationsperioden die beinahe ausnahmslose Regel. (Die Gewächse, deren Laubblätter länger als eine Vegetationsperiode, bis nach Beginn der Entfaltung der beblätterten Sprossen des nächsten Jahrgangs an der Achse in lebendigem Zustande verharren, nennt man immergrüne.) Die Dauer der Lebenszeit der Blätter einer gegebenen Pflanzenform hängt vielfach von klimatischen Einflüssen ab. Rubus fruticosus z. B. ist im unteren Neckarthal immergrün, indem er seine grün bleibenden (rothe Färbung ist der grünen während des Winters beigemengt) vorjährigen Blätter erst Anfang Mai verliert; in Norddeutschland ist er winterkahl. Nur sehr wenige Blattgebilde sind so langlebig, wie die Pflanze, der sie angehören: so die einzigen Laubblätter, welche die Gnetacee Welwitschia mirabilis in Zweizahl entwickelt. Sie sind die Kotyledonen der embryonalen Achse, welche durch dauerndes intercalares Wachsthum der basilaren Region fort und fort an Länge und Breite zunehmen, an den Spitzen allmälig absterbend. Die Vegetation der einzelnen Gewebmassen dauert auch hier nur eine beschränkte Zeit; die anscheinend unbegränzte Dauer beruht auch hier auf dem steten Hinzutreten eingeschalteter Neubildungen zu den vorhandenen Theilen [1]. — Ferner gehört hieher die Gesneracee Streptocarpus polyanthus. Sie entwickelt ein einziges Laubblatt, ein dem Boden dicht aufliegendes Gebilde von etwa Handgrösse, fester fleischiger Textur. Dieses Blatt ist der eine der beiden Kotyledonen (der andere verkümmert); es lebt bis zur Fruchtreife der einjährigen Pflanze.

Sehr viele Pflanzen werfen Theile ihres Körpers ab, die sich in saftreichem, lebendigem Zustande befinden. Viele Bäume und Sträucher lassen um die Mitte des Sommers die mit (noch nicht ausgewachsenen) Blättern besetzten Endstücke ihrer längeren heurigen Sprossen abfallen, in der Regel ohne dass diese zuvor verdorrten. So z. B. Tilia, Gleditschia, Syringa, Sambucus, Ailanthus u. v. A. Die meisten Laubbäume mit herbstlichem Blattfall stossen ihre Blätter in zwar verfärbtem, aber noch saftigem, frischem Zustande ab; insbesondere ist die Stelle, an welcher die Abtrennung erfolgt, oft strotzend von Flüssigkeit, so dass diese in Tropfen über die Trennungsfläche tritt, wenn man kurz vor dem durch die eigene Last bewirkten Fall ein Blatt z. B. von Pavia macrostachya vom Zweige abnimmt. Die Blättchen vieler zusammengesetzter Blätter fallen in analoger Weise vom gemeinsamen Blattstiel ab. Sehr viele Blumenkronenblätter, ganze Corollen, viele Früchte oder Fruchtstände lösen sich in vollkommen saftreichem, anscheinend noch lebensfähigem Zustande der Verbindungsstelle von der tragenden Pflanze, so z. B. die Petala von Papaver, Pyrus Malus, die Corolle von Digitalis, die Frucht von Prunus domestica, der Fruchtstand von Ficus carica. Die Abtrennung geschieht in allen derartigen Fällen in einer die Basis des abfallenden Theils quer durchsetzenden Gewebschicht ohne erhebliche Zerreissung von Zellmembranen. Der abfallende Theil hinterlässt eine glatte Narbe. Es kommt dieser Vorgang dadurch zu Stande, dass die parenchymatischen und in ihren Wänden nicht verdickten prosenchymatischen Zellen der Gewebplatte, innerhalb welcher die

1) J. D. Hooker, Transact. Linn. Soc. 24, p. 17 der Abhandlung.

Loslösung stattfinden soll, unter reichlicher Anhäufung von Protoplasma (zum Theil auch von Amylum) in ihrem Inneren wiederholt durch Wände sich theilen, welche meistens der künftigen Trennungsfläche parallel sind. So entsteht eine die Basis des zur Abstossung bestimmten Theils quer durchsetzende, von zwei parallelen Flächen begränzte Gruppe (oft nur eine Doppelschicht) relativ kleiner Zellen: eine Trennungsschicht. Die Membranen der Zellen der Mittelregion dieser Gruppe zeigen ein gesteigertes Flächenwachsthum. Sie runden die einander zugewendeten Flächen zu Segmenten von Kugelmänteln ab. Dadurch wird der parenchymatische Verband zwischen den Zellen grösstentheils aufgehoben; es bildet sich ein System den Pflanzentheil quer durchsetzender, safterfüllter Intercellularräume. Nur durch die Epidermis und die dickwandigen Gewebtheile der Gefässbündel oder des Holzes wird noch der Zusammenhang des abzustossenden Theils mit dem tragenden erhalten. Endlich reisst dieser Zusammenhang, gesprengt durch das Wachsen der sich rundenden Zellen der Trennungsschicht, oder durch die Schwere des abfallenden Theils, oder durch einen äusseren Anstoss; und die Abwerfung ist vollendet [1]. Längeres Verweilen in Dunkelheit und in wasserdunstgesättigter Atmosphäre bringt die Bildung von Trennungsschichten in der Basis, und das Abfallen auch solcher Pflanzentheile zuwege, die unter normalen Verhältnissen noch monatelang im lebendigen Zusammenhange mit den tragenden Gebilden geblieben sein würden, z. B. junger Laubblätter, junger Blüthen [2].

Die von dem abfallenden Theile hinterlassene Narbe wird meist durch eine Korkschicht geschützt (deren Anlegung bei manchen fallenden Blättern schon vor der Abstossung beginnt), theils überwallt; Vorgänge deren Erörterung dem, die Anatomie der vielzelligen Gewächse behandelnden Abschnitte dieses Buches vorbehalten ist. Eine Reproduction, eine Wiederbildung des abgestossenen Theils an der nämlichen Stelle ist ein Vorkommen von äusserster Seltenheit. Ich vermag nur einen, sicher festgestellten derartigen Fall anzuführen: die Abwerfung der hutförmigen Ausbreitung des Scheitels der einzelligen Alge Acetabularia im Herbste, und die Neubildung desselben durch das Wachsthum der die Abtrennungsstelle verschliessenden Scheidewand im nächsten Frühling [3]. Zur Noth könnte man auch die Bildung der an den Basen nachwachsenden Sporenketten der Aecidien unter diesen Gesichtspunkt bringen.

§ 19.

Metamorphose.

Die zusammengesetzter gebauten Pflanzen zeigen eine Vertheilung verschiedener Verrichtungen an differente Gebilde; eine Theilung der Arbeit unter consecutive Sprossungen gleicher Würde oder unter solche Sprossungen verschiedenen Ranges. Bestimmte Achsen, bestimmte Blätter oder Blatttheile, bestimmte Haargebilde haben eigenartige Verrichtungen zu vollziehen; Functionen, denen ihre ganze Beschaffenheit angepasst ist. Sprossungen, die sich als gesonderte Glieder des Pflanzenkörpers darstellen, versehen den Dienst besonderer Werkzeuge oder Organe.

1) Inman, Proc. Liverp. Soc. 4, p. 84. — v. Mohl, Bot. Zeit. 1860, p. 1, 132.
2) v. Mohl, a. a. O. p. 273. — 3) Woronin, Ann. sc. nat. 5e S. 16, p. 200.

Die beiden ersten Blätter der Achse des Embryo der Castanea vesca z. B. functioniren als Behälter der Reservenahrung. Die nächsten, Stipelnpaare, deren medianer Theil verkümmert ist, schützen die Endknospe der jungen Keimpflanze. Eine adventive Achse, zur Wurzel modificirt, die in der Hauptachse entgegengesetzter Richtung sich entwickelt, führt dem Pflänzchen flüssige Nahrung zu. Die weiterhin sich entfaltenden Blätter entwickeln eine chlorophyllreiche Lamina, welche das Geschäft der Assimilation anorganischer Nahrung vollzieht. In späteren Jahren werden aus bestimmten Achsen Gruppen von Blattgebilden entwickelt, welche unmittelbar oder mittelbar zur Fortpflanzung dienen — Organe der Blüthe.

Die Modificationen der Entwickelung, welche nach einander entstehende Achsen-, Blatt- und Haargebilde erfahren, um verschiedenartigen Verrichtungen angepasst zu sein, treten oft plötzlich ein, oft auch sind sie durch allmälige Uebergänge vermittelt. Immer aber ist es ausführbar, jedes Organ, jedes Werkzeug der Pflanze auf eine Sprossung einer jener drei Rangstufen, oder auf den Theil einer solchen Sprossung zurück zu führen. Die Umwandlung und Anpassung von successiv sich entwickelnden Achsen-, Blatt- und Haargebilden zu Organen eigenartiger Beschaffenheit und Verrichtung, wie sie im Entwickelungsgange jeder irgend complicirter gebauten Pflanze sich vollzieht, nennt man seit Göthe[1]) die M e t a m o r p h o s e der Pflanzen; die Aneinanderreihung von Stängelgebilden mit seitlichen Bildungen differenter Function die S p r o s s f o l g e. Die grossen Züge dieses, bei den verschiedenen Pflanzenformen in bunter Mannichfaltigkeit auftretenden Lebensganges werden im nächsten Abschnitte dieses Buches von kundigster Hand geschildert werden.

§ 20.

Constanz der Formen.

Jede Pflanze vergrössert ihr Volumen, so lange sie überhaupt lebt. Während der irgend energischen Vegetation eines Gewächses, während dasselbe fremde Substanz sich assimilirt, bildet es neue Theile, w ä c h s t es. Die Zeiten des Wachsens können von Perioden der Ruhe unterbrochen sein, von Zeitfristen, während deren die Aufnahme fremder Substanz in das Innere der Pflanze, die Entfaltung und Anlegung neuer Theile unterbleibt. Diese Ruhezeiten haben aber keine unbegränzte, — und soweit sichere Beobachtungen vorliegen überhaupt nur eine kurze Dauer. Alle Lebensthätigkeit der Pflanze stellt sich äusserlich als eine Entwickelung, als ein Werden, als die Hinzufügung neuer Theile zu den in einem gegebenen Zeitpunkte vorhandenen dar.

Die Beobachtung zeigt, dass die Unterbrechungen der Vegetation, welche bei vielen Moosen, Flechten und manchen Pilzen durch Austrocknen der in voller Lebensthätigkeit stehenden Pflanzen hervorgerufen werden können, nur kurze Zeit dauern dürfen, wenn nicht die Weiterentwickelungsfähigkeit vernichtet werden soll. Einige Beispiele: Peltigera canina kann eine Austrocknung vertragen, welche soweit geht, dass die Flechte zu Pulver zerrieben werden kann. Sie lebt wieder auf, auch wenn sie 2 Monate lang trocken aufbewahrt wurde. Wird sie aber nach 5monatlicher Trockenheit wieder befeuchtet, so nimmt sie zwar das Aussehen einer lebenden Pflanze an, fault aber. — Hypnum cupressiforme lebt nach 1monatlicher Austrocknung nicht wieder auf; Metzgeria furcata wird durch 2wöchentliche Aufbewahrung im Trocknen getödtet. — Die auf der Rinde von Buchenscheiten, welche 6—7 Monate gelegen haben, vor-

1) v. Göthe, Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären, Gotha 1790.

kommenden Flechten und Moose sind sammt und sonders todt, abgesehen von etwa vorhandenen Fortpflanzungszellen.

Die Entwickelungsfähigkeit vieler Brutknospen, Samen und Sporen erträgt weit längere Unterbrechungen der vegetativen Thätigkeit. Aber die Dauer der »Keimfähigkeit« ist nirgends unbegränzt, und wird vielfach weit überschätzt. Die Früchte der Cupuliferen, die Samen von Aesculus lassen sich nur wenige Wochen keimfähig aufbewahren. Vieljährige Dauer der Keimfähigkeit ist ein so seltener Fall, dass die Aufbewahrung von Sämereien, die älter sind als 5 Jahre, gar nicht der Mühe lohnt. Wirklich verbürgte Beobachtungen der Keimung sehr alter Samen oder Sporen liegen nur wenige vor. Hier einige: Ueber 60 Jahre erhielten sich Samen der Mimosa pudica im pariser botanischen Garten keimfähig [1], Secale cereale soll aus 140jährigen Körnern gekeimt sein [2]. Sporen von Farrnkräutern, welche Forster auf Cook's zweiter Reise gesammelt hatte, keimten, nachdem sie 60 Jahre im Herbar gelegen. Die Wurzeln eines alten Maulbeerbaums, die nach dem Fällen desselben unter dem Boden geblieben waren, schlugen 26 Jahre später zum ersten Male wieder aus [3].

Die absolut neue Bildung pflanzlicher oder thierischer Organismen, das Zusammentreten unorganisirter Materie zu einer Pflanze oder einem Thiere (oder dem Keime, der ersten Zelle eines Organismus) ist bisher der Beobachtung unzugänglich gewesen. Neue Organismen entwickeln sich erfahrungsmässig nur aus Keimen, aus abgetrennten Theilen (Zellen oder Zellengruppen) bereits vorhandener Organismen. Es entstehen, soviel man sicher weiss, keine neuen Pflanzen; es pflanzen sich lediglich Gewächse fort, welche existirt haben oder noch existiren. Die Individuen, welche aus Keimen (Samen, Brutknospen, Sporen) sich entwickeln, sind in der Regel den Individuen ähnlich, von welchen diese Keime stammen. Die neuen Theile, welche die Tochterpflanze im Laufe ihrer Vegetation bildet und entfaltet, sind von ähnlicher Gestalt wie die der Mutterpflanze, und die Reihenfolge des Auftretens dieser Theile ist bei beiden annähernd die nämliche. Nicht minder sind die Sprossen, welche eine Einzelpflanze von mehrjähriger Lebensdauer in späteren Vegetationsperioden entwickelt, im Allgemeinen denjenigen ähnlich, welche sie in früheren Perioden hervorbrachte. So zeigt uns schon die alltägliche Beobachtung in der Entwickelung der Pflanzen Beständigkeit in der Wiederkehr der Formen von Individuen gemeinsamer Abstammung und von gleichartigen Sprossen derselben Einzelpflanze. Unter Umständen erstreckt sich diese Constanz der Form über sehr weite Zeiträume und durch sehr lange Reihen von Generationen hindurch.

Die in altägyptischen Mumiensärgen durch Passalacqua aufgefundenen Pflanzenfragmente und Früchte zeigten bei sorgfältigster Vergleichung keinerlei Verschiedenheit von Pflanzen, welche jetzt noch in jenen Gegenden vorkommen. Die sicher zu bestimmenden (alle bis auf drei) waren: Knollen von Cyperus esculentus, Blüthenschaft von Cyperus Papyrus, Früchte von Triticum vulgare, Phoenix dactylifera, Hyphaene thebaïca, Mimusops Elengi, Balanites aegyptiaca, Vitis vinifera, var. monopyrena, Punica Granatum, Juniperus phoenicea, Samen von Physalis somnifera, Ricinus communis; beblätterte Zweige von Olea europaea; ein Blatt von Ficus Sycomorus (aus dem Holze dieses Baums sind die meisten Mumiensärge gemacht) [4]. — Digitalis purpurea fl. albo blieb bei Aussaat 30 Jahre lang constant; Dipsacus Fullonum (den ich als Culturvarietät des Dips. silvestris betrachte) 60 Jahre lang. Die Formen von Daphne

1) Decandolle, Pflanzenphysiol. übers. v. Röper, 2, p. 259. — 2) Ebendaselbst.
3) Dureau de la Malle, in Ann. sc. nat. 1e S. 9, p. 329.
4) Kunth, in Ann. sc. nat. 1e Sér. 8 (1826), p. 418.

Mezereum mit weisser Blüthe und gelber Frucht, und die mit violettrother Blüthe und scharlachrother Frucht blieben bei der Aussaat stets beständig[1]).

Jahrtausende alte Abbildungen oder Reste von Cerealien aus China und Aegypten stimmen genau überein mit den zur Jetztzeit in diesen Ländern cultivirten Formen. Die langdauernde Formbeständigkeit solcher, nur durch Samen fortgepflanzter und in grossen Massen gesellig gebauter Gewächse würde auch daraus sich erklären lassen, dass bei der Befruchtung durch den vom Winde getragenen Pollen anderer Individuen etwa eingetretene kleine Formdifferenzen stetig wieder ausgeglichen würden. Ungleich bedeutungsvoller aber ist die Thatsache, dass die viele Jahrtausende alten Pflanzenreste aus den vulkanischen Tuffen, denen die Hauptmasse des Aetna aufgelagert ist; dass ferner die pflanzlichen Petrefacten der Canstatter Tuffe, der Schieferkohle von Uznach, mit zur Zeit noch lebenden Pflanzenformen aufs Genaueste übereinstimmen, und dass selbst sehr viele Pflanzen der Tertiärperiode nur geringfügige, einige selbst gar keine Unterschiede von Jetzlebenden zeigen[2]).

§ 21.

Variabilität.

Die Beständigkeit der Formen ist keine absolute, weder bei der Fortpflanzung durch Samen und Sporen, noch bei der Hervorbringung neuer Sprossen an demselben Pflanzenstocke. Es treten im Laufe der Entwickelung einer Pflanze nicht selten neue Theile auf, deren Formen oder sonstige Eigenschaften von den gewohnten abweichen. Im Gegensatze zu der Benennung: Species oder Art, unter welcher die Gesammtheit der einander sehr ähnlichen Individuen gemeinsamer (beziehendlich muthmaasslich gemeinsamer) Abstammung verstanden wird, werden derartige Bildungen Varietäten, Abartungen genannt, wenn die Unterschiede derselben von den bis dahin gewohnten nicht sehr beträchtlich sind; Monstrositäten oder Missbildungen aber, wenn die Differenz eine sehr augenfällige ist. Die Unterschiede sind nur quantitativ; und es wird denn auch von verschiedenen Seiten eine und dieselbe von der gewohnten abweichende Form von der einen als Varietät, von der andern als Monstrosität bezeichnet — so z. B. die einblättrige Erdbeere, die Form der Celosia cristata mit fasciirter Inflorescenz. — Solche Abweichungen von der gewohnten Entwickelungsweise kommen zwar sowohl bei der Bildung neuer vegetativer Auszweigungen vor, als auch bei der Vermehrung der Gewächse durch Eizellen in weitestem Sinne (der Fortpflanzung durch Keime, welche auf irgend einer Periode der Entwickelung freie Tochterzellen des mütterlichen Organismus sind). In dem letzteren Falle ist aber die Bildung von Varietäten oder Monstrositäten erfahrungsmässig häufiger, als im ersteren.

In einigen Fällen kann die nächste Ursache der Abweichung von dem gewohnten Entwickelungsgange erkannt werden. Die Anwesenheit pflanzlicher oder thierischer Schmarotzer ändert vielfach Gestalt und Eigenschaften der von ihnen befallenen Pflanzentheile (§ 25). Die Stellung eines sich entwickelnden Pflanzentheils zur Lothlinie ist vielfach von entscheidendem Einfluss auf die Form desselben (§ 23). Ebenso die Intensität der denselben treffenden Lichtstrahlen, oder die Richtung der stärksten ihm werdenden Beleuchtung (§ 24). Wird die eine

1) Miller, Diction. II, p. 50, 60, 4.

2) Heer, Unters. üb. Klima u. Veget. d. Tertiärlandes, Zürich 1860.

oder die andere in ungewohnter Weise geändert, so ändert sich die Gestalt des Gebildes. Nicht minder kann mechanischer Druck, welchen ein in der Entwickelung begriffener Pflanzentheil erleidet, seine Gestalt dauernd aufs Wesentlichste beeinflussen (§ 26). Endlich ist jede Bastardzeugung von mächtiger Einwirkung auf Formen und Eigenschaften der aus ihr stammenden Nachkommenschaft [1]. Aber zu welch beträchtlicher Zahl derartige Beispiele sich häufen lassen mögen, so bilden sie doch immer nur eine geringe Minderheit gegenüber der grossen Zahl der Fälle, in welchen uns eben nur das Endresultat der formbestimmenden Kräfte bekannt wird; — in denen die Ursache der Abweichung von dem hergebrachten Entwickelungsgange uns eben so unbekannt ist, als die Ursache der relativen Beständigkeit in der wiederkehrenden Aufeinanderfolge bestimmter Entwickelungsformen. Wie dem aber auch sei; es ist darum nicht minder ein Bedürfniss des menschlichen Geistes, eine Vorstellung sich zu bilden über die Bedingungen der Formgestaltung wachsender Organismen im Allgemeinen. Es seien einige Bewerkungen über diesen Gegenstand gestattet. — Der wachsende Keim (im weitesten Sinne: als entwickelungsfähiger Theil eines bestehenden Organismus genommen) eignet sich von Aussen her ihm zukommende neue Substanz an, und vermehrt durch ihre Aufnahme seine Masse und sein Volumen. Dies geschieht unter dem Einflusse der bereits vorhandenen organisirten Substanz des Keimes, der Art, dass die neu aufgenommene der vorhandenen in ihren Eigenschaften verähnlicht, assimilirt wird. Die Formen, zu welchen gleichartige Keime (solche sehr ähnlicher stofflicher Zusammensetzung und Structur, was im Allgemeinen mit solchen gleicher Abstammung zusammentrifft) sich entwickeln, sind einander sehr ähnlich, dafern die äusseren Verhältnisse ähnliche sind, unter welchen die Entwickelung erfolgt. Die Erfahrung lehrt, dass in dieser Beziehung für viele Pflanzenformen ein ziemlich weiter Spielraum besteht; dass z. B. die Samen einer Pflanzenart wie etwa Urtica urens oder Sonchus oleraceus auf sehr verschiedenen Standorten und in sehr verschiedenen Klimaten zu nahezu den nämlichen Formen sich entfalten. Aber gleichgültig sind derartige Verschiedenheiten der äusseren Einflüsse für die Formengestaltung keineswegs, wie z. B. die Differenzen der Formen in alpinen Regionen entwickelter Individuen von denen in tiefen Lagen gewachsener gleicher Art zeigen. Es ist sehr möglich (mannichfache Erfahrungen deuten darauf hin), dass gewisse Agentien, welche im ersten Momente der Anlegung einer Neubildung, insbesondere einer Eyzelle, in ungewohnter Weise einwirken, oder deren beim gewohnten Gange der Entwickelung in jenen Momenten stattfindende Einwirkung ausnahmsweise unterbleibt, dadurch einen die weitere Entwickelung der Neubildung erheblich modificirenden Einfluss üben. Als solche Agentien nenne ich beispielsweise das Licht, die Schwerkraft, die Electricität, mechanische Erschütterungen, die Reizung, welche eine Blume oder ein Pistill um die Zeit der Zeugung durch den Besuch eines Insects bestimmter Art, oder durch die Mitbestäubung der Narbe durch einen ganz fremden, specifisch bestimmten, an dem Acte der Befruchtung als solchem unbetheiligten Pollen erfahren kann [2].

1) Das Nähere hierüber wird im 3. Bande dieses Handbuchs dargelegt werden.

2) Details hierüber beizubringen ist noch nicht an der Zeit; vollständig ermittelte Thatsachen liegen nur in Beziehung auf den letzten Punkt mir vor. Sie sollen im dritten Bande dieses Buchs besprochen werden.

Es ist ferner denkbar und es wird durch eine Reihe von Thatsachen wahrscheinlich (§ 22), dass solche ungewohnte Einwirkungen, zu verschiedenen Zeiten gelegentlich ganz in derselben Art sich wiederholend, die Keime einer gegebenen Pflanzenform treffen; oder dass eine vor Generationen gewohnt gewesene, aber durch Aenderung der Verhältnisse zu einer ungewohnten gewordene Einwirkung gelegentlich einmal wiederkehre und dann den alten Effect hervorbringe. Diese Unterstellungen — ihre Grundlagen sind nicht neu, im Gegentheil so sehr Gemeingut der Naturforschung, dass ich nicht wüsste, welchen Schriftsteller ich als ihren Autor zu citiren hätte — reichen aus, wie mir scheint, die Formbeständigkeit wie die Variabilität in der Fortpflanzung der Organismen begreiflich zu machen; insbesondere das wiederholte Auftreten derselben Varietät einer gegebenen Pflanzenart, und den Atavismus (das Vorkommen von Rückschlägen: Nachkommen einer Varietät bekannter Abstammung, welche der Stammform ähnlich sind). Dasselbe kann ich nicht finden in Bezug auf die von Darwin in neuester Zeit aufgestellte Hypothese des Vorhandenseins in jedem Organismus äusserst zahlreicher und äusserst kleiner, mit der Tendenz zur Fortentwickelung zu bestimmten, unter sich sehr verschiedenen Formen ausgerüsteten Keimchen (gemmules), von denen in Neubildungen solche aller Art eintreten, aber unter Umständen Generationen hindurch in einem Schlummerzustand verharren sollen [1]. Mir scheint diese Vorstellung nicht allein äusserst verwickelt, wie ihr Autor selbst sie nennt, sondern auch nur als eine weitere Hinausschiebung der Frage nach der Ursache, nur als eine Umschreibung der alten Präformationstheorie, nach welcher z. B. die Keime aller verstorbenen, lebenden und künftigen Menschen, in einander geschachtelt, schon bei der Schöpfung unserer Urmutter Eva mitgeschaffen wurden.

Beglaubigte Berichte über das Auftreten neuer Formen liegen nicht eben viele vor. Die Durchmusterung der besseren der Gartenkultur gewidmeten Zeitschriften lieferte mir nur eine spärliche Ausbeute. In den pomologischen Werken ist kaum je Näheres über den Ursprung einer neuen Sorte angegeben [2]. Es möge dahingestellt bleiben, ob jene Schweigsamkeit der Kunstgärtner ihren Grund in dem irrigen Glauben hat, dass geschäftliche Rücksichten zur Geheimnisskrämerei in Bezug auf diesen Gegenstand nöthige. Gewiss ist, dass die Erfahrungen eines Jeden, der eine längere Reihe von Jahren mit Gartenbau sich beschäftigte, und die verbürgten Beispiele vom Auftreten neuer Formen, welche in der Literatur aufbewahrt sind, vollkommen zu den im Vorstehenden ausgesprochenen Sätzen berechtigen; insbesondere zu dem Schlusse, dass bei der Fortpflanzung durch Samen viel häufiger Formen sich zeigen, welche von den mütterlichen differiren, als dass an einem Pflanzenstocke Sprossen auftreten, welche von allen übrigen desselben Stockes weit abweichen. Es mag die Vermuthung gestattet sein, dass jene Häufigkeit und diese Seltenheit ihren Grund darin haben, dass auf die vom mütterlichen Organismus freie und in mancher Beziehung wenig abhängige Eyzelle und deren nächste Entwickelungsstufen äussere (übrigens zur Zeit nicht näher bekannte) Einflüsse leichter formbestimmend einwirken mögen, ohne die Mutterpflanze in Mitleidenschaft zu ziehen, als auf die Anlage eines Sprosses.

Bildungsabweichungen vegetativer Sprossen. Es ist eine nicht seltene Erscheinung, dass einzelne Sprossen Blätter von einer Färbung hervorbringen, welche von derjenigen der Blätter der anderen Sprossen desselben Stockes abweicht. Phalaris arundinacea entwickelt bisweilen Triebe mit weissgestreiften Blättern (deren in der Regel chlorophyllfüh-

---

1) Darwin, the variation of animals and plants under domestication, London 1868, 2, p. 374

2) Ich fand z. B. auch nicht eine einzige derartige Notiz in Sickler's vielbändigem »teutschen Obstgärtner.«

rendes Gewebe in den Mittelstreifen zwischen den Gefässbündeln des Chlorophylls entbehrt; ich sah einzelne solche Sprossen fast alljährlich auf den sumpfigen Wiesen am Rietschkebache bei Leipzig); eine Form die dann in ihrer weiteren Auszweigung und in der Vermehrung durch Ableger constant bleibt (das sog. Bandgras der Gärten). Die Abart der Corylus tubulosa und Cor. Avellana mit schwarzrothen Blättern treibt ab und zu Zweige mit frisch grünen Blättern. An einer sogenannten Blutbuche bei Tharand kommen vereinzelte Zweige mit grünen Blättern vor[1]).

Aehnlich oft kommen abweichende Formen der Blätter an einzelnen Sprossen von Bäumen vor. Manche Bäume des Carpinus Betulus entwickeln vereinzelte Zweige (in geringer Zahl) mit zerschlitzten Blättern: so einige Bäume beim Heidelberger Schloss; einer im botanischen Garten zu Leipzig. Aehnlich verhalten sich einzelne Exemplare von Alnus viridis bei Tharand[2]). Von den zerschlitztblättrigen Abarten von Vitis vinifera, Fagus sylvatica, Sambucus nigra, an der »eichenblättrigen« Abart des Cytisus Laburnum, von der Salix babylonica crispa werden nicht selten einzelne Zweige mit normalen Blättern entwickelt[3]).

Einzelsprossen mit abweichend beschaffenen Blüthen oder Früchten. Nectarinen (glatte Früchte) und gemeine Pfirsichen (flaumhaarige) werden bisweilen nicht nur von dem nämlichen Pfirsichbaume, sondern selbst dicht nebeneinander von einem und demselben Zweige hervorgebracht[4]). — Eine als Steckling gezogene Georgine, die ich im Aug. 1860 in Leipzig sah, hatte als erste zur Entfaltung gekommene Inflorescenz einen Blüthenkopf mit braunpurpurvioletten, kaum eingerollten Zungenblumen entwickelt; als zweite einen Kopf mit chamoisfarbigen, purpurstreifigen, dütenförmig eingerollten Zungenblüthen. — Ein in Gotha stehender Baum der Prunus Cerasus, von dem im Juli 1860 einige Früchte mir eingesandt wurden, entwickelt alljährlich, neben vielen normalen, eine Anzahl Früchte, die gruppenweise auf dem Scheitel eines bandförmig verbreiterten (fasciirten), an der Basis die Spuren von Knospenschuppen tragenden Sprosses mit einzigem, breit gezogenem Holzringe stehen. — Ein gelber Eyerpflaumenbaum (Dame Aubert Duhamel), 40 Jahre alt, hatte stets Früchte der gewöhnlichen Sorte getragen. 1814 brachte einer seiner Zweige Früchte hervor, die in jeder Beziehung der rothen Eyerpflaume glichen. In den nächstfolgenden Jahren hat der nämliche Zweig wieder gelbe Früchte hervorgebracht[5]). — Ein alter Stock einer Rose de Meaux, welcher in einem Garten zu Taunton stand, entwickelte 1801 einen Schössling, dessen Blumen, im übrigen Theile denen der Rose de Meaux gleichend, auf der Aussenseite der hohlen Blüthenachse mit verzweigten drüsigen Haargebilden, sogenanntem Moose, bekleidet waren, denen der gemeinen Moosrose ganz ähnlich. — Einzelne Seitenblumen (oder die Endblumen) der Inflorescenzen von Linaria vulgaris, Antirrhinum majus bilden sich bisweilen strahlig (in sogenannter Regelmässigkeit) zu Pelorien aus[6]).

Die grössere Neigung zum Variiren bei der Fortpflanzung durch Samen gegenüber grosser Beständigkeit der Formen in den neu gebildeten Sprossen tritt vor Allem bei den Kern- und Steinobstbäumen hervor. Es ist notorisch, dass Pfropfreiser ganz in der Regel dieselbe Fruchtsorte liefern, wie der Baum, dem sie entnommen sind. Dagegen weichen die Früchte

---

1) Sachs, mündlich. — 2) Sachs, mündlich.

3) A. Braun, Abhandl. Berliner Akad. 1859, p. 219: und specieller in desselben Verfassers Verjüngung, Lpz. 1851, p. 332 ff.

4) Salisbury, in Transact. Linn. Soc. 1 (1808), 103. Dort sind 7 völlig verbürgte derartige Vorkommnisse berichtet; eines abgebildet. Salisbury überzeugte sich in einem Falle vollständigst davon, dass dem betreffenden Zweige keine fremde Knospe eingefügt war. Dem (auch übrigens ganz grundlosen) Einwande einiger Gärtner gegenüber, dass die verschiedenartige Beschaffenheit einzelner Früchte durch Bestäubung mit fremdem Pollen veranlasst sein könne, bemerkt Salisbury treffend, dass schon lange vor der Bestäubung der Fruchtknoten der Nectarine glatt, der der Pfirsich behaart sei.

5) Knight, Transact. horticult. soc. 2, p. 160, und 5, p. 47.

6) Ratzeburg, Animadv. ad Pelor. etc. Berlin, 1825, Taf. 1, Fig. 42, 64. Auch ich habe seitliche Pelorienblumen der Linaria vulgaris bei Heidelberg gesehen.

der Sämlinge ganz gewöhnlich von denen der Mutterpflanze erheblich ab; meistens nicht zu ihrem Vortheile (sie sind saurer, oder saftärmer); bisweilen aber auch nach der entgegengesetzten Richtung. Auf dieser Variabilität beruht das Verfahren der meisten Züchter neuer Obstsorten. Es werden Aussaaten in Masse gemacht; sind die Erstlingsfrüchte (oder die des zweiten Fruchtjahres; die Eigenschaften der Früchte bessern sich nicht selten im zweiten Jahre) nicht schmackhaft, so wird der junge Baum als »Wildling« behandelt, als Impfstock zum Aufpfropfen eines Edelreises benutzt; haben sie empfehlende Eigenschaften, so ist ein wurzelächter Stamm einer »neuen Sorte« gefunden. — Man kann nach meinen Erfahrungen und Erkundigungen die Zahl der Sämlinge, deren Früchte sich verschlechtern (kleiner und saurer oder saftärmer werden) bei Pfirsichen auf etwa 90%, bei Pflaumen auf etwa 95%, bei Birnen und Aepfeln auf mindestens 97% veranschlagen. — Einige Beispiele: 22 Sämlinge einer trefflichen Oeil-de-Perdrix-Pflaume lieferten mir 1 Stamm mit schlehengrossen, herben Früchten; 20 mit Früchten von etwa $^2/_3$ der Grösse der Stammpflanze, grimmig saner; einen mit süsser, aber an Grösse um $^1/_4$ hinter der der Stammpflanze zurückbleibender Frucht. Zu 50—60 aus Kernen der besten Sorten durch meinen Vater gezogene Aepfel und Birnen haben nur Holzäpfel und Holzbirnen gebracht.

In Maryland, Virginia u. a. mittleren Staaten der Vereinigten Staaten von Nord-Amerika, wo der Pfirsichbaum in grösster Menge, nicht selten 1000 und mehr hochstämmige Bäume in einem Obstgarten, hauptsächlich der Branntweingewinnung wegen cultivirt wird, pfropft man niemals einen der Bäume; alle werden aus Samen gezogen. Die Früchte der verschiedenen Bäume sind von endloser Mannichfaltigkeit; kaum je bringen zwei Bäume genau gleichartige Frucht. Die der Mehrzahl der Bäume ist weniger als mittelmässig; die einiger aber von einer Beschaffenheit, die sehr der Erhaltung werth ist[1]).

Beglaubigtes Auftreten neuer Varietäten bei Aussaaten. — Die überaus zahlreichen Sorten der Georginen stammen von sehr wenigen Stammpflanzen ab; von 3, aus dem botanischen Garten zu Mexico nach Madrid gesandten Pflanzen, welche an letzterem Orte 1789—91 zuerst blüheten (sie empfingen von Cavanilles die Namen Dahlia pinnata, coccinea und rosea) und von 1804 aus Mexico nach England gekommenen Samen, welche zunächst nur die Formen coccinea und rosea lieferten[2]). Im Jahre 1808 wurden im Garten von St. Cloud nur 4 verschiedene Sorten von Dahlia cultivirt. 1809 wurden aus deren Samen mehrere von den Mutterpflanzen in der Blüthenfärbung verschiedene Pflanzen erhalten. Die Samen derselben, besonders aufbewahrt und von jeder der neuen Varietäten besonders ausgesäet, zeigten die grösste Mannichfaltigkeit in den Blüthenfarben: Purpur, Dunkelroth, Kirschroth, Orange, Blassgelb. In jedem der folgenden Jahre (von 1812—1817) wurden neue Farbenvarietäten erhalten; u. A. eine rein weisse, ferner zweifarbige, gestreifte und drei gefüllte[3]). Im botanischen Garten zu Berlin wurden unter aus Samen gezogenen Georginen von 1806 an zahlreiche Varietäten erhalten; 1809 die erste gefüllte (dunkelrothe); 1810 die erste einfache rein weisse[4]). — Sehr zahlreiche Sorten der Iris xiphioïdes wurden durch Masters aus dem Samen einer einzigen Pflanze mit blassgrauer Blume erzogen[5]). — Die Aussaat von Samen einer dunkelroth blühenden Pflanze der Cineraria cruenta L'Hér. lieferte unter vielen rosenroth blühenden Pflanzen eine rein weiss blühende[6]) (jetzt ist die Pflanze in sehr vielen Farbenvaritäten in den Gärten verbreitet). — Eine Aussaat der Cineraria hybrida Willd. gab Sämlinge, die in Habitus, Blattform und Blüthenfarbe unter einander weit verschieden waren[7]). Dass Aussaaten der Samen isolirt cultivirter Pflanzen von Matthiola annua, Primula elatior und Auricula und vieler anderer Zierblumen ähnliche Ergebnisse liefern, zeigt die Erfahrung jedes Jahres.

Die unter den Namen: Tritonia squalida, miniata, fenestrata und deusta beschriebenen

---

1) Braddick, Transact. horticult. soc. 2 (1815), p. 205. — 2) Transact. horticult. soc. 3 (1818), p. 224. — 3) Cte. Lelieur, mitgetheilt durch Sabine, ebendas. p. 226. — 4) Otto, ebend. p. 227. — 5) Ebendas. p. 412. — 6) P. C. Bouché, Verhandl. preuss. Gartenbau-Vereins 1, 1824, p. 139. — 7) Derselbe, ebendas.

Formen wurden als Samenvarietäten bei Aussaat der Tr. crocata erhalten. Von Babiana sulphurea erhielt Herbert einen Sämling mit blasser Blumenmitte, der B. rubro-cyanea gleich. Aus den Samen ein und desselben Blüthenstands einer reichlich gedüngten rothen Schlüsselblume erhielt derselbe mehr als 6 verschiedene Varietäten, darunter eine mit doppelter Corolle. Aus den Samen von Primula nivalis zog Herbert eine bepuderte Aurikel und eine Pr. helvetica; letztere Form erhielt er auch aus den Samen der Pr. viscosa. — Pharbitis hispida giebt, aus den Samen derselben Pflanze, Pflanzen mit Blumen in allen Nüancen von Purpur, Roth und Weiss; aber nie verschiedenfarbige Blumen auf derselben Pflanze. Umgekehrt Convolvulus varius, bei welcher man auf derselben Pflanze kaum je zwei Blumen von völlig gleicher Färbung findet[1]). — Alstroemeria chilensis lieferte bei der Aussaat nach und nach eine grosse Zahl auffallend verschiedener Varietäten[2]).

Robert Brown, Gärtner zu Perth, verpflanzte 1793 einige wilde Stöcke der Rosa spinosissima Sm. in seinen Garten. Einer derselben brachte schwach röthlich gefärbte Blumen. Von diesem wurde eine Pflanze mit monströsen Blumen gezogen: es sah aus als ob eine oder zwei Blumen aus einer Knospe hervorkämen (sic). Diese brachten Samen, aus denen einige halbgefüllt blühende Pflanzen erhalten wurden. Durch fortgesetzte Aussaaten und Auswahl der Sämlinge wurden bis 1802 und 1803 acht gute gefüllte Sorten erhalten[3]).

Aus den vorstehenden Beispielen ergeben sich zur Genüge zwei wichtige Thatsachen. Die eine ist die öftere Wiederkehr der gleichen Varietät bei der nämlichen Stammform; eine Erscheinung, für die auch noch viele wildwachsende Gewächse uns Belege liefern (z. B. die weissblüthigen Formen von Verbascum Lychnitis, Raphanus Raphanistrum, Calluna vulgaris[4]), die mannichfachen Gestaltungen des Leontodon polymorphus Vill., wie L. hispidus L., hastilis L., oder des Taraxacum officinale Wigg.). Die zweite ist die gelegentliche Rückkehr der Gestaltung vegetativer Sprossen, oder von auf geschlechtlichem oder ungeschlechtlichem Wege erzeugter Nachkommen von Individuen neuer Varietäten zu den Formen der Stammform, wie sie bei Beginn der Züchtung neuer Varietäten ziemlich regelmässig vereinzelt vorkommt: der Rückschlag oder A t a v i s m u s.

Aus der vorstehenden Reihe von Beispielen sind geflissentlich alle solche Fälle ausgeschlossen worden, bei denen der Verdacht entstehen könnte, es sei bei der Erzeugung der Samen eine Bastardbefruchtung erfolgt. Es sei aber hier, vorgreifend der ausführlicheren Erörterung der bei Bastardirung der Phanerogamen hervortretenden Erscheinungen, welche im 3. Bande dieses Buches gegeben werden wird, eine Bemerkung über die Variabilität der Varietätenbastarde von Culturpflanzen eingeschaltet. Diese Variabilität ist in vielen Fällen auffallend gross: so z. B. bekanntlich bei denen zwischen verschiedenen Sorten des Dianthus caryophyllus, der Viola altaica, der Matthiola annua. Wenn aber in dieser Erscheinung eine charakteristische Eigenschaft der V a r i e t ä t e n bastarde gesucht wird, gegenüber den Bastarden sogenannter Arten (wie vielfach geschehen ist, namentlich durch Koelreuter), so wird übersehen, dass alle diese sehr variabeln Varietätenbastarde zu Pflanzenformen gehören, welche auch bei der Inzucht (= Selbstbestäubung) einzelner Individuen sich sehr variabel erweisen; und anderseits, dass es bei der Fortpflanzung sehr formbeständige Varietätenbastarde giebt. Als einen solchen kann ich den zwischen der weisslich und der bläulich blühen-

1) Herbert, Transact. horticult. soc. 4 (1819), p. 19.

2) Lecoq, Fécondation, 2. éd., Paris 1862, p. 385.

3) Sabine, in Transact. horticult. Soc. 4 (1820), p. 285. Noch viele weitere Beispiele der Varietätenbildung zählt Darwin in seinem während des Druckes dieser Bogen erschienenen Werke »the variation of animals and plants«, 1, p. 300 ff. auf; die vorstehend gegebenen werden zur Exemplification der Haupterscheinungen genügen.

4) Ein sehr gutes Beispiel, denn das weissblüthige Haidekraut kommt stets nur vereinzelt zwischen rothblüthigem vor.

den Rasse der Viola tricolor (der V. tric. α und β L.) nennen, der sich mir bei einem durch 3 Generationen fortgesetzten Culturversuch als beständig mit dunkelblauen Endstücken der übrigens weissen beiden hinteren Petala versehen erwies [1]).

Auf den ersten Blick möchte es scheinen, als hielte die Variation der Pflanzenformen bestimmte, nie überschrittene Gränzen ein. Zu diesem Schlusse könnte besonders die Erfahrung führen, dass bei einer gegebenen Form dieselbe Abweichung vom gewohnten Entwickelungsgange oft wiederholt auftritt: so z. B. bei der Verpflanzung von Vinca minor oder von Anemone hepatica die Umwandlung vieler Staubblätter in Petala, und die Aenderung der blauen Blumenfarbe in die hellviolettrothe [2]), bei der Gartencultur und der Auswahl der Sämlinge mit jeweils saftigster Wurzel zur weiteren Samenzucht das Dick- und Fleischigwerden der Wurzel von Daucus Carota [3]). Allein diese (oft gezogene) Folgerung würde eine voreilige sein. Es kommen, bei im Allgemeinen erblich beständigen Formen neben geringfügigeren Abweichungen vom gewohnten Bildungsgange, vereinzelt und gelegentlich überaus weit gehende Differenzen der Gestaltung der Sprossungen vor; Differenzen welche veranlassen würden, die abweichende Form als Typus einer besonderen Gattung aufzustellen, wenn ihre Herkunft nicht bekannt wäre.

Eine solche Varietät hat dem Altmeister botanischer Systematik zu einer der interessantesten seiner Untersuchungen Anlass gegeben: die strahlige Ausbildung (Peloria) der Linaria vulgaris. Fünfgespornte Pelorien dieser Pflanze, mit fünftheiligem Corollensaume, 10 in 2 ungleich langen, alternirenden Wirteln stehenden Staubblättern, kommen bei Nora Gasskiäret, 7 Meilen von Upsala an der Ostsee gelegen, am Strande als einzige Art von Blüthen an Pflanzen vor, welche in den Vegetationsorganen mit Linaria vulgaris identisch unter dieser, minder häufig als sie, wachsen. Es ist aus den Berichten zu schliessen, dass die Peloria dort (vermuthlich bei Fortpflanzung durch Wurzelbrut) eine »constante Rasse« sei. Aus der Identität der Beschaffenheit der Vegetationsorgane, des Kelchs, der Frucht und der Samen: aus der Gleichheit des Geruchs und der Blumenfarbe schloss Linné [4]), dass die durch ihn Peloria benannte Form von der Linaria vulgaris stamme. Die spätere Beobachtung von Inflorescenzen der Linaria, an denen neben vielen normalen Blumen eine einzige Peloria sich fand, hat dies bestätigt, und zugleich die Vermuthung Linné's widerlegt, die Peloria möge von einer unbekannten Bastardbefruchtung herstammen. — Linné meint: die Peloria der Linaria sei gewiss ein ebenso grosses Wunder, als wenn eine Kuh ein Kalb mit einem Wolfskopf zur Welt brächte. Kein Zweifel, dass — hätte Linné etwa aus Deutschland solche Pflanzen getrocknet oder lebend erhalten, wie sie unfern seines Wohnorts wuchsen, er darauf hin ein neues Genus gegründet, und dieses in die erste Ordnung seiner zehnten Classe, und somit weit entfernt von der zweiten Ordnung der 14ten Classe gesetzt haben würde. — Was von dieser Peloria gilt, gilt auch von derjenigen der Calceolarien, die bei Calceolaria crenatiflora neben normalen Blumen [5]), bei Bastarden von Calc. plantaginea auch mit Ausschluss solcher beobachtet worden sind [6]). — Ich fand im Sommer 1863 an einer Mauer in Heidelberg einen Stock der Campanula

---

1) Vergl. auch v. Gärtner, Bastardzeugung, p. 501.

2) A. Braun, Verjüngung, p. 334. — Die halbgefüllte röthliche Vinca minor behält diese Charaktere, wenn sie in den trocknen Wald, in welchem die Normalform wächst, zurück verpflanzt wird.

3) Dieser Versuch wurde oft wiederholt z. B. von Vilmorin, nach Lecoq's Bericht (Fécondat. 2. éd. 1862, p. 20). Wenn er misslang, wie dies unter anderen Phil. Miller geschah (Dict. 2, 15), so lag die Schuld offenbar an Unterlassung der Auswahl unter den Sämlingen.

4) Amoenitates acad. 1, p. 280. — 5) C. Meyer, in Linnaea 16 (1842), p. 27 (mit Abbild.).

6) Herbert, Amaryllideae, p. 364.

rotundifolia, deren sämmtliche Blumen und Knospen aus 10gliedrigen Kreisen gebildet waren; dem Blüthenbau einiger Arten der Gattung Michauxia gemäss [1]. — Einzelne Blüthen von Orchis mascula zeigen das einzige Staubblatt halbseitig petaloïd entwickelt, dem Staubblatt einer Marantacee analog (1861 bei Berneck im Fichtelgebirge in 3 Fällen von mir gesehen). Limodorum abortivum entwickelt gar nicht selten mehr als ein Staubblatt, bisweilen 3, die denen von Cypripedium gleichartig stehen (nur dass auch das mittlere — das vordere des äusseren Wirtels, welches in Folge der Drehung des Germen hinten steht, Pollen führt).

Einer der auffälligsten und merkwürdigsten Züge des Variirens der Pflanzen ist ohne Frage die Plötzlichkeit und Unvermitteltheit des Auftretens weitgreifender Abweichungen der Formenbildung von der gewohnten, wie sie in den zuletzt erwähnten Erscheinungen und ihnen analogen, sowie bei der Bildung der Monstrositäten im Allgemeinen vorkommt. Nicht dadurch, dass kleine Differenzen von der gewohnten Entwickelung, die sämmtlich nach derselben Richtung hin liegen, Generationen hindurch sich summiren, kommt die neue Form zu Stande; sie tritt mit einem Schlage, vollendet in ihrer weiten Abweichung von der Stammform, in die Erscheinung.

§ 22.

Zuchtwahl [2]).

Ist (aus zur Zeit unbekannten Ursachen) eine neue, ungewohnte Form des Entwickelungsganges an einer gegebenen Pflanze aufgetreten — sei es an einem vegetativen Sprosse, sei es an einem aus Samen oder Sporen entstandenen Individuum — so ist zunächst diese neue Form in der Regel nicht constant. Es treten im ferneren Laufe der Entwickelung Abweichungen der Gestalt und Eigenschaften hervor, die häufig in den Richtungen des altgewohnten Entwickelungsganges, häufig auch in ganz neuen Richtungen verlaufen. Es zeigen sich neben Rückschlägen zur Stammform neue, mehr oder weniger von der ersteren verschiedene Abarten. Mit anderen Worten: wenn eine Pflanzenform, — Species, Varietät oder Monstrosität, — die bis dahin durch längere Zeiträume oder durch viele Generationen hindurch sich formbeständig erwies, einmal zu variiren begonnen hat, so ist sie auch, unter gleichbleibenden Verhältnissen, weiterhin variabel; sie bringt in ihrer Nachkommenschaft aus Samen und Sprossen häufig neue Variationen hervor; die von ihr abstammenden Individuen sind vorerst minder formbeständig.

In diesem Punkte stimmen alle Pflanzenzüchter überein, welche zuverlässige Berichte über ihre Operationen der Oeffentlichkeit überliefert haben. Die angegebene Erfahrung ist vielfach in die Ausdrucksweise gekleidet worden, dass die »reinen Arten« formbeständig seien, bis bei (während) der Cultur ihre Constitution der Art »erschüttert« worden sei, dass Formabweichungen irgend welcher Art hervortreten; sei dies einmal geschehen, so kämen bald auch anderweitige Bildungsabweichungen zum Vorschein. — Für das Auftreten neuer Formenabweichungen bei Aussaat der Samen neuer Varietäten sind theils im Vorstehenden schon

---

1) Die Pflanze ging beim Versuch ihrer Verpflanzung in den botanischen Garten zu Grunde, so dass ich über die Beständigkeit dieser Form nichts aussagen kann.

2) Die Ausführungen dieses § sind Anpassungen an meinen Gegenstand der von Darwin entwickelten Anschauungen, auf dessen Buch »on the origin of species, London 1860« (auch deutsch, übers. durch Bronn) ich hier ein- für allemal verweise.

Beispiele gegeben, theils werden deren sofort noch folgen. Zum Belege der Inconstanz des Entwickelungsganges vegetativer Sprossen ungewöhnlicher Beschaffenheit genüge die Hervorhebung weniger Thatsachen: dass Zweige der Carpinus Betulus mit zerschlitzten Blättern bisweilen Zweiglein mit ganzen Blättern treiben; dass einzelne Bäume dieser Buche, an welchen Zweige mit zerschlitzten Blättern vorkommen, Inflorescenzen vom Aeusseren der weiblichen hervorbringen, zwischen deren letzten Hochblättern Antheren stehen (ein solcher steht im Leipziger botanischen Garten); dass an bandförmig verbreiterten und seitlich unter einander verwachsenen Zweigen (sogenannten Fasciationen) häufig normal beschaffene Auszweigungen entwickelt werden (mir liegen derartige Fälle vor von Polemonium coeruleum, Dipsacus pilosus, Robinia Pseudacacia, Alnus viridis), dass Individuen der Juniperus phoenicea, welche einzelne Triebe mit sparrigen, oxycedrus-förmigen Blättern entwickelten (ein sehr gewöhnlicher Fall), nicht allein an diesen Trieben gelegentlich wieder Zweige mit angedrückten Blättern bilden, sondern bisweilen auch monöcisch werden (indem an bis dahin männlichen Sträuchern Fruchtzapfen erscheinen; ein solcher Strauch steht in den Anpflanzungen beim Heidelberger Schlosse); dass bei Aussaat von Samen oder bei Fortpflanzung durch Adventivknospen, die aus auf feuchten Sand gelegten Blättern entstehen, der Varietäten der Begonia xanthina kaum je ein Individuum dem anderen ganz ähnlich sieht u. s. w.

Eine neu aufgetretene Entwickelungsform kann aber durch Zuchtwahl völlig constant gemacht werden. Der Züchter verwendet nur solche Sämlinge zur Weiterzucht, welche die neu hervorgetretenen Eigenschaften in gleichem oder erhöhtem Maasse zeigen; oder er bedient sich nur solcher Auszweigungen des mit neuen Eigenschaften begabten Sprosses zur Pfropfung, zur Anfertigung von Stecklingen, an welchen diese Eigenschaften rein (eventuell gesteigert) hervortreten. Wird dieses Verfahren durch eine Reihe von Fortpflanzungen (deren nothwendige Länge für verschiedene Pflanzenformen sehr verschieden ist) fortgesetzt, so ist die neue Entwickelungsform eine constante Rasse geworden; ebenso relativ formbeständig, als die in der freien Natur sich findenden, sogenannten reinen oder guten Arten es sind.

Soweit Bericht und Erinnerung reichen, sind alle die verschiedenen Sorten unserer Culturgewächse in solcher Weise erzielt worden. Den S. 561 und S. 562 angeführten Beispielen seien hier noch einige angereiht. Durch Aussaat gemeiner Beta vulgaris, und lange fortgesetzte Auswahl der Individuen mit zuckerreichsten Wurzeln zur Fortpflanzung durch Samen erhielt Vilmorin Zuckerrübenvarietäten, deren Zuckergehalt regelmässig denjenigen der bis dahin gebauten weit übertrifft [1]. Die Monstrositäten mit fasciirten Inflorescenzen der Celosia cristata pflanzen sich bei der Aussaat jetzt streng formbeständig fort. Der Blumenkohl, der Kohlrabi sind aus vereinzelten Monstrositäten der Brassica oleracea gezüchtet (welche selbst nur eine Culturrasse der Brassica sylvestris ist) [2]. Die Monstrosität des Hordeum vulgare, welche den Namen des Hord. trifurcatum führt, ist jetzt im Heidelberger botanischen Garten völlig formbeständig. — Ich beobachtete die Aussaat der Abart des Papaver somniferum, bei welcher die inneren Staubblätter als Karpelle entwickelt sind, zuerst im Jahre 1863. Von der Aussaat waren 83% Pflanzen der Normalform; an 11% der übrigen waren nur einzelne Staubblätter als Karpelle entwickelt. Es wurde nur der Samen der einen mehrfachen Kranz einzelner Karpelle in der Umgebung des centralen Pistills zeigenden Früchte zur Wiederaussaat gesammelt; ebenso in den folgenden Jahren. Die Zahl der so beschaffenen Früchte wuchs wie folgt: 1863 6%, 1864 17%, 1865 27%, 1866 69%, 1867 97%. Ich zweifle nicht, dass die Rasse binnen kurzer Zeit völlig constant werden wird.

---

1) Lecoq, Hybridation, 2. éd., p. 21.

2) A. P. De Candolle, Transact. hortic. soc. 5, p. 1.

Die Verhältnisse einer in der freien Natur vegetirenden Pflanze zu ihrer Umgebung müssen nothwendig eine ähnliche Einwirkung auf die Festigung oder Beseitigung an der Pflanze auftretender neuer Entwickelungsformen üben, wie die von bewusstem Willen geleitete Thätigkeit des Pflanzenzüchters. Neue Eigenschaften, welche ein pflanzliches Individuum in Folge der allen Organismen innewohnenden Fähigkeit zum Variiren erlangt, werden nur selten völlig gleichgültig für das Gedeihen desselben, für die Fortpflanzung und die Verbreitung der neuen Form sein. Die Beziehungen jedes Organismus zu seiner Umgebung sind so überaus mannichfaltig und verwickelt, dass es kaum denkbar erscheint, es könne eine selbst nur geringe Modification der Eigenschaften irgend eines Theiles des Organismus eintreten, ohne für das Gedeihen desselben entweder günstig oder ungünstig zu wirken. Nehmen wir z. B. an, die Sämlinge einer gegebenen Pflanze variirten zum Theil der Art, dass ihre Wurzeln, besonders intensiv wachsend, ein verhältnissmässig langes Stück hinter der Wurzelhaube jeweilig im Zustand der Plasticität erhielten. Die Wurzeln solcher Individuen würden unter gleichen Verhältnissen zu grösserer Tiefe in den Boden dringen; sie würden auf trocknen Standorten schneller zu grossen Tiefen in das Erdreich hinabwachsen, und so feuchtere, auch während der dürrsten Jahreszeit nicht austrocknende Bodenschichten erreichen können. Sie würden somit zur Vegetation auf losem Sande besser geeignet sein, als Individuen ähnlicher Form mit langsam wachsenden Wurzeln. (Ein derartiger Unterschied besteht zwischen Ononis spinosa und On. repens zu Gunsten der letzteren.) Oder wenn ein Nachkömmling einer gegebenen Form schmackhaftere Früchte hervorbringt, als gewöhnlich, so wird solchen Früchten von Thieren vorzugsweise nachgestellt werden. Die in ihnen enthaltenen Samen werden (dafern sie der Action des Darmkanals nicht widerstehen) viel häufiger zerstört werden, bevor sie unter der Keimung günstige Verhältnisse gelangen, als diejenigen geschwisterlicher Individuen mit unschmackhafteren Früchten. Ein Apfelbaum im Walde, der bessere Früchte trüge als Holzäpfel, würde bei Thieren und Menschen ganz ungewöhnliche Nachfrage nach seinen Aepfeln finden, und selten nur würde einer seiner Samen keimen. — Nun sind aber, abgesehen von neu sich bildenden Bodenflächen, alle für Pflanzen geeigneten Wohnplätze zur Zeit, und ohne Zweifel schon seit vielen Jahrtausenden, von Inhabern besetzt. Jeder Keim, jeder Same, der eine neue Entwickelung beginnt, hat in der Regel den Platz zum Einwurzeln, zur Ausbreitung seiner Blätter und Zweige zahlreichen Concurrenten streitig zu machen; vor Allem hat er meist mit Individuen der eigenen Art um die Existenz zu ringen. Ist eine abweichende Form der nämlichen Art vor ihren Geschwistern durch irgendwelche Eigenschaft begünstigt, so wird sie auf die Dauer diese verdrängen; ist sie den obwaltenden äusseren Verhältnissen minder vollständig angepasst als diese, so wird sie im Laufe der Zeiten verschwinden. Die Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Organismen wirken mit Nothwendigkeit dahin, bei der Fortpflanzung der Thiere wie der Gewächse diejenigen Formen zu erhalten, sie constant zu machen, welche unter den bestehenden Verhältnissen am Meisten in ihrem Gedeihen gefördert sind, und diejenigen neu erscheinenden Formen wieder auszutilgen, welche bei dem Ringen um die Existenz überlegene Gegner finden. Seiner Natur nach ist der Process ein sehr langsamer, wenn es darum sich handelt, dass eine neue, wenig abweichende Form den Platz einer ihr verwandten, etwas weniger den

Umständen adaptirten Form vollständig einnehme. Ganz nahe verwandte Formen können während sehr langer Zeiträume neben und durch einander vorkommen. Die Verhältnisse der Organismen zu einander sind so verwickelt, dass sehr leicht der Fall einer unvollständigen Verdrängung eintreten kann. Hätte z. B. eine Pflanzenart einen grossen Wohnbezirk bereits besiedelt, bevor eine Varietät von ihr sich bildete, welche im Allgemeinen, in der Mehrzahl der Fälle, an den Standorten der bisherigen Form besser gedeihet, als diese, so ist es bei der ausnehmenden Mannichfaltigkeit der Standorte kaum denkbar, dass nicht die alte Form für vereinzelte Standorte doch besser geeignet sei, als die neue. Umgekehrt kann eine neue Varietät recht wohl zwar in der Regel der besser den Umständen adaptirten Stammform auf die Dauer an den meisten Stellen unterliegen, an einzelnen Punkten aber doch vortheilhaftere Existenzbedingungen finden, als diese. So erhält sich z. B. auf dem schmalen Zechsteinstreifen am Nordfusse des Thüringer Waldes an vereinzelten Standorten die von Savi Trifolium elegans benannte Form seit Jahrzehenden beständig, während in nächster Nähe Trifolium repens wuchert, mit welcher jene unzweifelhaft gleichen Ursprung hat (bei der Aussaat des Tr. elegans gehen nicht selten Pflanzen auf, die mit Tr. repens übereinstimmen). Ja es können einander ähnliche Formen wechselseitig sich die günstigsten Bedingungen der Existenz schaffen. So entwickelt sich z. B. auf zufällig blos gelegten, wenig feuchten Stellen am Rande von Torfmooren, welche Sphagnum acutifolium und Sph. cymbifolium gleichzeitig enthalten, zuerst Sph. acutifolium, dichte Rasen bildend. Es ist diejenige der beiden Arten, welche weniger Feuchtigkeit bedarf. Vermöge ihrer Hygroscopicität sammeln ihre Rasen Massen von Feuchtigkeit an. Die nässesten, tiefliegenden Stellen bieten einen der raschen Entwickelung des Sph. cymbifolium günstigen Boden. Dieses überwuchert an solchen Orten die ähnliche Art. Werden die Polster des Sph. cymbifolium im Laufe der Zeit so hoch, dass die Leitung des Wassers zu den Gipfeln der Pflanzen bei trockener Luft beeinträchtigt wird, so siedelt sich auf der Oberfläche der Polster von Sph. cymbifolium wieder Sph. acutifolium an [1]).

Es kann nach diesem Allen keinem Zweifel unterliegen, dass auch in der freien Natur Varietäten, welche für andere Standorte, als diejenigen der Stammform, sich besser adaptirt erweisen, als die Stammform selbst — dass solche Varietäten während längerer Zeiträume durch die Gewalt der Umstände zu constanten Rassen herangebildet werden; dass sie, mit annähernd gleich bleibenden Formen und Eigenschaften sich fortpflanzend, dasjenige darstellen, was die Systematiker »eine gute Art« zu nennen pflegen. Der Unterschied zwischen Art und Varietät ist demnach nur ein relativer: als Varietät wird zum Ersten eine Form bezeichnet, welche erfahrungsgemäss von einer bekannten Form abstammt, deren erstes Auftreten ein historisch beglaubigtes Factum ist; zum zweiten müssen als Varietäten einer Stammform solche Formengruppen gelten, welche bei der Fortpflanzung in einander übergehen, indem die Nachkommen einer Einzelform gelegentlich die Eigenschaften einer anderen der betreffenden Einzelformen zeigen.

1) Kein grösseres Sphagnetum ist ohne Gelegenheit, diesen Hergang zu sehen. Besonders deutlich habe ich ihn auf eng umgränzten Vertiefungen des Bodens derjenigen Wälder verfolgen können, welche das niedrige wellige Porphyrplateau westlich des Muldenufers bei Wurzen (unfern Leipzig) bedecken.

Der Schluss, dass eine Reihe unter sich ähnlicher Formen nur Varietäten einer Stammform sind, kann mit voller Berechtigung auch aus dem Vorkommen in der freien Natur sehr allmäliger, stufenweis fortschreitender Uebergänge zwischen den Endgliedern der Reihe gezogen werden; vorausgesetzt, dass durch die geographische Vertheilung der Einzelformen die Möglichkeit ausgeschlossen wird, dass jene Uebergänge Bastarde zwischen weit auseinander liegenden Gliedern der Reihe seien. Dieser Ausschluss findet Statt, wenn die Wohnplätze der charakteristischsten Glieder der Reihe räumlich vollständig getrennt sind, wie z. B. die der ausgeprägtesten Typen der blaublühenden Formen der Gattung Aconitum. Ac. Cammarum Jacq. und gracile Rchb. ist die in den Thälern der deutschen Mittelgebirge verbreitete Form; Ac. Stoerkianum Rchb. wächst nur in den höchsten Lagen derselben; Aconitum Napellus Rchb. nebst der kahl-staubfädigen Form Ac. Koelleanum Rchb. nur auf Alpentriften, das nahestehende Ac. eminens Koch kommt nur in der Eifel vor [1]). Die Vergleichung sehr zahlreicher Exemplare zeigte J. D. Hooker die allmäligsten Uebergänge zwischen allen diesen, und den übrigen als Arten unterschiedenen Formen; und so vereinigte er alle die vom Himalaya bis zur Westgränze Europas wildwachsenden blaublühenden Sturmhutformen zu der einzigen Art Ac. Napellus [2]). Dabei soll nicht in Abrede gestellt sein, dass auch im Freien Bastarde zwischen gesellig wachsenden differenten Formen dieser Gattung vorkommen, wie sie zwischen den nach vielen Richtungen hin, aber nur wenig differenzirten Formen der schwarzfrüchtigen Brombeeren (des Rubus fruticosus L.) nachweislich sich finden: Bastarde, welche die Gränzen zwischen den, etwas verschiedenartigen Standorten adaptirten Rubusformen anscheinend gänzlich verwischen, sich aber durch verminderte Fruchtbarkeit häufig als Mischlinge zu erkennen geben.

Wenn der Unterschied zwischen Species und Varietät auch nur ein relativer und quantitativer ist, so ist er darum nicht weniger ein bedeutender, tief gehender und praktisch verwendbarer. Die in der Pflanzendecke der Erde gegenwärtig vorhandenen, scharf getrennten, nicht durch allmälige Uebergänge vermittelten Formen, die A r t e n, sind unter wesentlich gleich bleibenden äusseren Umständen zu hohem — in nicht wenigen Fällen nachweislich zu vieltausendjährigem Alter gelangt [3]); sie sind bei der Fortpflanzung eminent formbeständig, nur wenig zum Variiren geneigt. Die »Art« in unserem Sinne ist ein relativer, aber völlig fassbarer Begriff. Es kann nur als eine Begriffsverwirrung bezeichnet werden, wenn die Vertheidiger des Dogma von der absoluten Constanz der Species beklagen (wie mehrfach geschehen): die Lehre von der Veränderlichkeit der Formen und der relativen Fixirung der Formen durch Zuchtwahl verwische den Unterschied der Arten von einander, vernichte die Möglichkeit einer wissenschaftlichen Nomenclatur (oder Systematik, wie diese unerlässliche Schematisirung mit einem zu hoch gegriffenen Ausdrucke in der Regel bezeichnet wird) in den beschreibenden Naturwissenschaften.

Es liegt kein Grund vor, das für die Festigung geringerer Formabweichungen durch Zuchtwahl innerhalb eng begränzter Zeiträume gewonnene Ergebniss nicht weiter auszudehnen. Es ist vollkommen denkbar, dass während des überaus

1) L. Reichenbach, Deutschlands Flora, 2 (1839), p. 127 ff.

2) J. D. Hooker, flora indica, 1. — 3) worüber einige Seiten weiter Näheres.

langen, zweifellos sehr viele Jahrtausende betragenden Zeitraums des Bestehens lebender Wesen auf der Erde die schier endlose Mannichfaltigkeit der Formen der Organismen durch allmälige Differenzirung der Eigenschaften aus wenigen, ja selbst aus einem einzigen Organismus hervorgegangen sei, welcher neben der Fähigkeit zur Fortpflanzung mit derjenigen zum Variiren der Form und Eigenschaften seiner Nachkommenschaft begabt war. Dass die verschiedenartigen jetzt lebenden Pflanzen von einigen wenigen Urtypen abstammen, wird durch das Zusammentreffen aller Indicien, die zu sammeln vergönnt ist, zu einer der Gewissheit nahen Wahrscheinlichkeit.

Auf Gemeinsamkeit der Abstammung weiset vor Allem die wesentliche Aehnlichkeit der Pflanzenformen unter sich, die fernere oder weitere Verwandtschaft der differenten Formen; — ein Ausdruck, den die Naturforscher aller Zeiten und Nationen brauchen, und der nur als Blutverwandtschaft, als wahre Consanguinität aufgefasst einen greifbaren Sinn hat. Je tiefer unsere Kenntniss in den Entwickelungsgang der Einzelnformen eindringt, um so leichter wird es, diese Formen in zusammenhängende, und — was die essentiellen Züge der Entwickelung betrifft — fast lückenlose Reihen zu ordnen. Die Erforschung des Entwickelungsprocesses hat die anscheinend unüberschreitbare Kluft zwischen Kryptogamen und Phanerogamen überbrückt. Sie hat gezeigt, dass die Spore, bei den Muscineen und Gefässkryptogamen das Produkt eines geschlechtslosen Pflanzenindividuums, bei Moosen und Filicoïdeen nach der Keimung entweder beiderlei Geschlechtsorgane auf dem ihr entsprossten geschlechtlichen Individuum entwickelt, oder dass — wo die der Spore entkeimte Pflanze entweder nur männliche oder nur weibliche Geschlechtsorgane trägt (wie bei den Equiseten), dass dann die männlichen und die weiblichen Sporen äusserlich durch Nichts unterschieden sind. Bei den Rhizokarpeen und Selaginellen werden Sporen in gleicher Weise, wie bei Muscineen und Filicoïdeen angelegt, aber verschiedenartig ausgebildet: ein Theil der Sporen (in besonderen Sporenfrüchten entstanden) wächst zu relativ sehr bedeutender Grösse; ein Complex von vier solchen Makrosporen, in anderen Fällen eine einzige Makrospore verdrängt alle übrigen Sporen derselben Frucht; die Makrosporen entwickeln keimend eine Pflanze von geringem Umfang mit weiblichen, die kleinen Sporen eine noch kleinere, nur wenigzellige Pflanze mit männlichen Geschlechtsorganen, deren Zusammenwirken die geschlechtslose Generation erzeugt: die »Pflanze« der Rhizokarpee oder Selaginellee in gewöhnlichem Sinne. Die Pollenzellen der Phanerogamen entsprechen in ihrem Entwickelungsgange jenen Mikrosporen; ihr Keimungsprodukt, die geschlechtliche Generation, welche dem männlichen Prothallium z. B. von Salvinia analog ist, ist der Pollenschlauch. Den Makrosporen ähnlich zum Gewebe der Mutterpflanze verhalten sich die Embryosäcke der Coniferen, — die Entwickelung und der Bau des Eyweisskörpers, welcher in diesen Embryosäcken entsteht, entspricht bis in kleine Einzelnheiten denen der weiblichen geschlechtlichen Generation (dem aus, beziehendlich in der Makrospore entwickelten Prothallium) von Rhizokarpeen und Selaginelleen; der Nadelbaum ist das Produkt des Zusammenwirkens der männlichen Generation (des Pollenschlauchs) und der weiblichen (des Eyweisskörpers). Er ist unmittelbar eine geschlechtslose Pflanze; geschlechtlich ist er nur insofern, als er Fortpflanzungszellen hervorbringt — Pollenkörner und Embryosäcke — welche, zwar äusserlich auffällig verschieden, sich dennoch als Organe zu

erkennen geben, die durch eine höhere Steigerung derjenigen Differenzirung, welche Makrosporen und Mikrosporen verschieden macht, von einander geschieden, aber im tiefsten Grunde diesen gleichartig sind. Von den Coniferen ist es nur noch ein Schritt zu den angiospermen Phanerogamen mit noch einfacherer Bildung des Pollenschlauchs, noch einfacherer Entwickelung der Keimbläschen unmittelbar im Embryosack, ohne Vermittlung des Zwischengebildes des Eyweisskörpers. So führt eine ununterbrochene Reihe sanfter Uebergänge von den Phanerogamen zu den Moosen, und von diesen durch die Charen weiter rückwärts, und nach verschiedenen Richtungen zu den einfachst gebauten Organismen, deren sexuelle Fortpflanzung bekannt ist.

Wie sehr die mannichfaltige Gestaltung der verschiedenen Pflanzenformen durch für sie alle gemeinsame äussere Einwirkung in wesentlich gleichartiger Weise beeinflusst worden sein muss, tritt in der weit gehenden Uebereinstimmung gewisser Grundtypen dieser Gestaltung hervor; einer Uebereinstimmung, die bei Organen und Generationen der verschiedensten physiologischen Verrichtung, und morphologisch betrachtet der verschiedensten Dignität sich findet. So entspricht z. B. in allem Wesentlichen die Stellung und Richtung der Zweige, die Anordnung der Blätter der geschlechtlichen Generation der meisten Laubmoose den gleichen Verhältnissen bei der geschlechtslosen Generation der Coniferen und vieler angiospermer Phanerogamen; so wiederholt sich die bandähnliche Bildung des der Unterlage angedrückten Stängels der Marchantieen und blattlosen Jungermannieen unter den Podostemmeen [1]; so sind die zu Wurzeln modificirten adventiven Achsen der Gefässpflanzen unter sich im Wesentlichen gleichgestaltig.

Bei dem Blicke auf die minder grossen Züge der Organisation erscheinen freilich jene Reihen lückenhaft: eine nothwendige Folge schon des einen Umstands, dass besser den Umständen angepasste abgeleitete Formen derselben Stammform die, Uebergänge zwischen ihnen bildenden, minder günstig gestellten Zwischenformen nothwendig verdrängen mussten. Nur in Folge des Verschwindens von Reihen solcher Zwischenformen ist die Umgränzung der Arten möglich; nur in Folge des Aussterbens langer, und nach verschiedenen Richtungen hin differenzirter solcher Reihen ist die Unterscheidung von Gattungen, Familien und Ordnungen ausführbar. Dass aber auch in diesen relativ untergeordneten Beziehungen die Lücken nicht weit klaffende sind, das zeigt deutlich die Schwierigkeit der Umgränzung von Gattungen z. B. in den Gruppen der Vicieen und Cichoriaceen, die Schwierigkeit genauer Definition der Familien der Labiaten und Verbenaceen; der Rhinanthaceen, Scrophularineen, Orobancheen, Pedalineen, Gesneraceen, Crescentieen, Bignoniaceen u. s. w.; der Junceaceen, Liliaceen und Aroïdeen [2] u. s. f., von der Schwierigkeit der Charakterisirung der Arten vieler formenreicher Gattungen ganz zu schweigen.

Ein weiterer Umstand, der für die Fixirung der Arten durch Zuchtwahl aus mannichfaltigen Varietäten spricht, ist die Unvollständigkeit der Anpassung der Pflanzenarten an ihre Umgebung. Aehnlich dem Verhältnisse des menschlichen Auges zu den ihm obliegenden Leistungen — ist doch auch das gesunde Auge ein

---

1) Vergl. Tulasne, in Ann. sc. nat. III. Sér. Bot. 11, p. 97.

2) Rhodea — von Pothoïneen nur durch dicke getüpfelte Wände der Endospermzellen verschieden.

höchst unvollkommenes Instrument, mit groben optischen Fehlern behaftet, aber für seine Zwecke leidlich ausreichend — ähnlich diesem ist das Verhältniss der meisten wildwachsenden Arten zu ihrer Umgebung. Sie sind insoweit derselben adaptirt, dass sie im Stande sind, erfolgreich mit ihren vorhandenen Concurrenten um den Raum zur Existenz zu ringen. Aber die Adaption ist keine absolut vollständige, wie sie es doch — bei der erweislich sehr alten Existenz der Arten — sein müsste, wenn die Eigenschaften der Arten lediglich als das Produkt der auf sie wirkenden äusseren Einflüsse betrachtet werden sollten. Eine Pflanze kann für einen Wohnbezirk, der von ihrer ursprünglichen Heimat weit entlegen ist, der ein erheblich von dieser abweichendes Klima besitzt, besser adaptirt sein, als Pflanzen, die ihre Formen auf diesem Wohnbezirk erlangt und Jahrtausende hindurch gefestigt haben, sie kann besser in dem neuen Wohnbezirk gedeihen als in der alten Heimat. Die zahlreichen Einwanderungen fremder Unkräuter liefern massenhafte Beispiele für solche Vorgänge. Elodea canadensis hat seit 1842 in Grossbritannien, seit 1854 in den Niederlanden weite Strecken der Gewässer erfüllt und den Platz der heimischen Potamogetonen grossentheils eingenommen; Oenothera biennis, erst seit Ende des 17. Jahrhunderts in Europa sich ausbreitend, verdrängt fort und fort Verbasca, Rumices und Epilobien von kiesigen Stellen der Ufer unserer grösseren Flüsse [1].

Eine bei Neubildung einer Abart auftretende Abweichung von dem bis dahin gewohnten Entwickelungsgange kann auch darin bestehen, dass Sprossungen, welche bisher ausgebildet wurden, verkümmern oder gar nicht angelegt werden. Der Fall ist nicht selten bei Culturpflanzen bekannter Abstammung; manche Erdbeersorten, die cultivirten Arten der Gattung Musa, die Ananas, die Corinthenrebe bilden keine Samen; die als Zierpflanzen gezogenen Gartenvarietäten der Hydrangea arborea, des Viburnum Opulus lassen sämmtliche Fortpflanzungsorgane der Blüthen verkümmern, die Ausbildung der Laubblätter ist eine viel geringere bei der Fragaria vesca monophylla, der Robinia Pseudacacia monophylla, den zerschlitztblättrigen Varietäten von Alnus glutinosa, Fagus sylvatica u. v. A. als bei den wildwachsenden Stammformen dieser Culturrassen. Derartige Variation ist der Erhaltung und Fortpflanzung der neu aufgetretenen Form entschieden ungünstig. Durch Verringerung der Oberfläche und Masse der chlorophyllreichen Theile wird die Assimilation beeinträchtigt; durch Verkümmern der Geschlechtsorgane der Blüthe wird die Vermehrung durch Samen unmöglich. Andere Culturrassen bieten Beispiele des Verkümmerns von Theilen, der Functionsunfähigkeit von Organen, die an der wildwachsenden Stammform vorhanden, aber für das Gedeihen der Pflanze nicht unerlässlich sind. Die (erblich sehr formbeständige) Rasse von Papaver Rhoeas, Papaver somniferum mit halbgefüllten Blumen entwickelt diejenigen Blattgebilde zu Corollenblättern, welche an der Stammform zu den äusseren Staubblattwirteln sich gestalten. Diese halbgefüllten Mohne sind an vielen Orten unausrottbare Gartenunkräuter. Stellaria media, Scleranthus annuus lassen ganz in der Regel einen Theil (Stellaria media meist den äusseren fünfgliedrigen Wirtel) ihrer Staubblätter fehlschlagen, und gehören doch zu den häufigsten und gemeinsten Pflanzen. Beispiele, welche der ersten dieser Reihen an-

1) Andere Beispiele in Menge sind aufgeführt in Alph. De Candolle Géographie botanique raisonnée.

gehören, können an wildwachsenden Pflanzenformen nur dann gefunden werden, wenn die Abänderung erst nach einer Aenderung der Existenzbedingungen eintritt. Varietäten, deren Wesen in einer Verminderung oder Vernichtung der Leistungsfähigkeit von Organen besteht, die unter den bisherigen Verhältnissen des Vorkommens unerlässlich waren, können auf die Dauer nicht bestehen. Wären aber, durch vorausgegangene Abänderung der Eigenschaften einer gegebenen Pflanzenform nach anderer Richtung, gewisse Organe überflüssig geworden, so können dieselben (sie müssen es nicht) verkümmern oder es kann ihre Bildung ganz unterbleiben, ohne dass dadurch dem Dasein der modificirten Form ein Ziel gesetzt würde. Die Prämissen der Darwin'schen Hypothese zugegeben, ist es selbstverständlich, dass chlorophylllose, also zur Assimilation anorganischer Nährstoffe unfähige Gewächse von formähnlichen, chlorophyllhaltigen Pflanzen abstammen müssen: die Lathraeen etwa von einer halbparasitischen, grünblättrigen Rhinanthacee, die Orobanchen von einer chlorophyllhaltigen Personate, die Pilze und Flechten von grünen Algen. Die Variation der Entwickelung, welche in dem Unterbleiben der Chlorophyllbildung besteht, kann erst nach der Entwickelung der Eigenschaft eingetreten sein, alle Nährstoffe aus der Substanz lebender oder verwesender Organismen aufzunehmen. — Die zweite Reihe jener Erscheinungen, die Verkümmerungen von Sprossungen, deren Dasein für das dauernde Gedeihen der verarmten neuen Abart nicht unerlässlich ist, tritt dagegen in der freien Natur massenhaft auf. Die Blüthen der grossen Mehrzahl der monöcischen, und eines beträchtlichen Theils der diöcischen Phanerogamen sind dadurch eingeschlechtlich, dass in den weiblichen Blüthen die Staubblätter, in den männlichen die Fruchtblätter verkümmern. Auf Verkümmerung der apicalen Theile der Blattanlagen beruht die eigenthümliche Tracht der phyllodientragenden Acacien, u. s. f. — Wo die Rudimente nicht zur Ausbildung gelangender Sprossungen bei einer Pflanzenart sichtbar sind, da ist deren Abstammung von einer ähnlichen, reicher ausgestatteten (möglicherweise nunmehr ausgestorbenen und verschwundenen) Form ausser Zweifel. Wo auch die Anlegung bei ähnlichen Arten sich vorfindender Gebilde gänzlich unterbleibt, wie z. B. die der Blätter bei den Arten von Cereus, Echinocactus und anderen Cacteen, da mag deren Abkunft von einer entwickelteren Form aus dem Vorkommen rudimentärer analoger Bildungen bei sehr ähnlichen Formen (der Blätter z. B. bei den Opuntien), und völlig ausgebildeter analoger Gebilde bei anderen ähnlichen Formen (der Blätter von Peireskia z. B.) erschlossen werden. Die Darwin'sche Hypothese fordert die Consequenz, dass aus einer reich mit differenten Sprossungen und Organen ausgestatteten Form eine dürftig ausgerüstete nicht allein gelegentlich einmal sich entwickeln, sondern auch unter zufällig günstigen äusseren Verhältnissen dauernd sich erhalten, sich vermehren und erobernd um sich greifen könne.

Es wäre die directe Prüfung der Richtigkeit der Darwin'schen Anschauungen möglich, wenn die sämmtlichen oder doch die grosse Mehrzahl der einst auf der Erde vorhanden gewesenen verschiedenen Formen der Organismen als Petrefacten erhalten und uns bekannt wären. Die ausgestorbenen Uebergänge zwischen jetzt disjuncten Formen müssten dann vorhanden sein; und je tiefer hinab in die Schichten der sedimentären Gesteine man stiege, um so mehr Formen müssten sich vorfinden, welche als Stammformen sehr verschiedener, nach verschiedenen Richtungen weit abweichender Arten sich darstellen würden. Mit vollstem Rechte

hat Darwin nachdrücklich hervorgehoben [1], wie unvollständig die fossile Erhaltung der Organismen älterer Perioden der Erde, und wie unvollständig unsere Kenntniss dieser Fossilien ist; — so unvollständig, dass aus der Seltenheit des Vorkommens von Uebergängen zwischen differenten Formen, aus unserer Unkenntniss der ältesten, frühest aufgetretenen Organismen kein treffender Einwurf gegen Darwin's Theorie erhoben werden kann. Aber alle genau ermittelten Thatsachen harmoniren mit jener Theorie, und seit durch ihr klares und kühnes Aussprechen den Forschern die Binde des Vorurtheils von der Unveränderlichkeit der Species von den Augen genommen ist, mehrt jedes Jahr die Einzelbelege für das Zutreffen der Schlüsse Darwin's.

Die Phytopaläontologie ist bei derartigen Untersuchungen weit im Nachtheile gegen die Zoopaläontologie. Alle Theile des Pflanzenkörpers sind leichter und rascher durch Verwesung zerstörbar, als die Knochen der Wirbelthiere, die Hüllen vieler Wirbellosen. Der pflanzlichen Petrefacten giebt es im Ganzen weniger, als der thierischen. Die am Ersten noch ihre Form durch Verkieselung vollständig erhaltenden Hölzer haben keine die Art mit genügender Schärfe charakterisirenden Merkmale; höchstens solche, welche Gattungsgruppen kennzeichnen. Unterschiede, denen ähnlich, welche zur Trennung der Species innerhalb der auf mikroskopische Untersuchung der Anatomie fossiler Hölzer gegründeten Gattungen Thuioxylon, Pinites, Peuce, Taxoxylon u. A. benutzt wurden, lassen sich auch im Holze verschiedener Individuen, oder selbst eines und desselben Individuums jetzt lebender Arten auffinden. Mit den Abdrücken von Blättern oder Zweigen steht es häufig nicht viel besser, namentlich dann, wenn diese Abdrücke in grobkörnigem und theilweise krystallinisch gewordenem Material geschehen sind. Vollständig erhaltene Petrefacten von Blüthen und Früchten sind im Allgemeinen äusserst selten. Es ist kaum Hoffnung vorhanden, in Schichten, welche unter den silurischen liegen und in Glimmerschiefer oder Gneis metamorphosirt sind, Pflanzenreste zu finden [2]). Die ältesten bekannten Pflanzenformen sind die des Uebergangs- und des Steinkohlengebirges — Pflanzen von wesentlich übereinstimmendem Charakter, zum nicht geringen Theile von (selbst durch Beobachter, welche an die absolute Stabilität der Art unbedingt glaubten, zugestandener) Idendität der Gattung mit jetzt noch lebenden Pflanzenformen [3]). Diese älteste bekannte, ziemlich reiche Flora (über 600 differente Formen) ist charakterisirt nicht sowohl durch die Anwesenheit völlig fremdartiger Typen, als durch die Abwesenheit jetzt vorhandener. Es ist kein Phytopaläontolog veranlasst gewesen, für irgend eine, ihrer Anatomie oder Fructification nach genauer bekannte Steinkohlenpflanze eine völlig neue Ordnung im System aufzustellen. Ueber die systematische Stellung auch der, von jetztlebenden am Weitesten abweichenden Formen ist kein Zweifel. Die Calamiten sind Reste (Steinkerne?) von Equiseteenstämmen; die Lepidodendren, die Sigillarien (und die Stigmarien genannten Wurzeln derselben) gehören zu den Selaginelleen [4]). Und daneben kommen in Masse Formen vor,

1) Darwin, Origin of species, p. 279.

2) Thierreste sind in einem, durch Schichten von 30,000 Fuss Mächtigkeit von der untersten silurischen Schicht getrennten, Gestein Canada's gefunden: das Eozoon Carpenter's, eine Rhizopode. — 3) Unger, Synopsis plant. fossilium, p. 269 ff.

4) Völlig zuverlässig so nach der Auffindung unzweifelhafter, z. Th. an Lepidodendron-Aesten sitzender Fruchtstände, mit Mikro- und Makrosporangien, wie sie P. W. Schimper 1864

welche von jetzt noch lebenden Gewächsen kaum oder gar nicht differiren: Farnkräuter, Equiseten [1]), Cycadeen, selbst einige Coniferen [2]). So finden sich in der ältesten erhaltenen Flora der Erde bereits Formen, die Jetztlebenden ganz nahe stehen: die Typen der Farrn, Cycadeen und Coniferen, und auch die der Equiseten, Selaginellen und Lycopodiaceen sind überaus alte. Aber Gymnospermen und einige nicht allzu deutliche Reste von Monokotyledonen sind Alles, was aus diesen ältesten pflanzenführenden Schichten von Phanerogamen bekannt ist; Dikotyledonen wurden bis jetzt keine gefunden.

Der Charakter der erhaltenen Pflanzenreste bleibt mehrere Schichtenstockwerke hindurch im Ganzen derselbe. Einigermaassen reichlich sind deren nur im Buntsandstein, dem Keuper, dem Unter- und Oberjura gefunden. Während in Steinkohlengebirgen die Masse der baumartigen Selaginelleen- und Lycopodiaceen-Reste weitaus die der übrigen überwiegt, treten diese im Buntsandsteine und den auf ihn folgenden Schichten weit zurück, dagegen sind im Keuper ein Equisetum und Cycadeen besonders häufig, während im Bonebed und der unteren Lias eher die Coniferen vorwiegen. Die Zahl der Monokotyledonen mehrt sich; aus dem Keuper sind auch 2 angiosperme Dikotyledonen bekannt [3]). Unter den ziemlich spärlichen pflanzlichen Fossilien der Kreideformation ist deren Zahl schon grösser — es finden sich u. A. Betulaceen, Carpineen, Juglandeen, Salicineen. In der Tertiärflora endlich liegt eine reiche Fülle mannichfaltiger Pflanzenformen vor; Formen die denen der Jetztzeit so ähnlich sind, dass es nur in ganz vereinzelten Fällen nöthig war, für erhaltene Blüthen- und Fruchtreste neue Gattungen zu gründen; dass die Aehnlichkeit vieler Formen mit jetztlebenden eine so grosse ist, wie die zwischen einer lebenden Stammform und einer unter unseren Augen entstehenden Varietät, so dass die Wahrscheinlichkeit der Abstammung der, tertiären Pflanzen homologen, jetztlebenden Formen von jenen allseitig anerkannt wurde [4]).

Die tertiären Pflanzenreste jüngerer Ablagerungen unterscheiden sich von denen älterer Schichten aus dem nämlichen Landstriche durch immer zunehmende Verähnlichung der Flora mit der, welche gegenwärtig dieselbe Oertlichkeit bewohnt [5]). Die Pflanzen des Obereocens am Fusse der jetzigen Alpen, die vom Monte Bolca z. B. sind der Mehrzahl der Individuen und der Arten nach solche Formen, wie sie gegenwärtig den Tropenländern eigenthümlich sind, und zwar vorzugsweise solche von ostindisch-australischem Typus [6]). In den miocenen Ablagerungen der Schweiz treten die tropischen Formen weit zurück; die Typen,

auf der Naturforscherversammlung in Giessen vorzeigte (amtl. Bericht über dieselbe 4, p. 144). — Das von R. Brown Triplosporites genannte Gebilde (Transact. Linn. soc. 20, p. 469) ist ein solcher Lepidodendron-Fruchtstand, welcher in dem von R. Brown allein abgebildeten oberen Theile nur Mikrosporangien enthält.

1) Eines z. B. ist abgebildet von Bronn in Bischoff, kryptog. Gew. 1, Nürnberg 1828, Taf. 6, Fig. 4.

2) z. B. eine Tanne: Pinus anthracina, Lindley and Hutton, fossil flora of Great-Britain, 2, Taf. 164. — Coniferenfrüchte sind freilich noch nicht mit Sicherheit aus dem Steinkohlengebirge bekannt; doch ist Trigonocarpon Hook. f. (J. D. Hooker u. Binney, philos. Transact. 1855, p. 149) sehr wahrscheinlich der Same einer Taxinee.

3) Schenk, in Würzb. naturwiss. Zeitschr. 4, p. 65 ff.

4) Heer, Klima und Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes, Zürich 1860, p. 86. Anm.

5) Heer, a. a. O. p. 131, p. 134. — 6) Heer, a. a. O. p. 79.

die jetzt den Gewächsen des wärmeren Nordamerika angehören, herrschen vor, begleitet von japanesischen, australischen Typen, denen in den oberen Stufen mehr und mehr europäische, insbesondere Formen der jetzigen Mittelmeerflora sich beimischen. In der obersten Stufe (zu welcher die Oeninger Petrefacten gehören) verhält sich die Zahl der amerikanischen Typen zu der der asiatischen = 8 : 3, zu der der europäischen = 8 : 5; in der nächstunteren Stufe sind diese Verhältnisse beide = 2 : 1 [1]).

Sehr viele Pflanzen der Tertiärzeit hatten sehr grosse Wohnbezirke. Es kommt bei ihnen relativ weit häufiger, als bei jetzt lebenden, die Verbreitung in einer ganzen Zone der Erde vor. — Die Tertiärflora jeder Stufe solcher Oertlichkeiten Mitteleuropas, von denen zahlreiche Pflanzenreste erhalten sind, war ungleich mannichfaltiger und formenreicher, als die jetzige Pflanzendecke derselben Landstriche. So sind z. B. aus der Schweiz in 25 Familien, welche in der Jetzt- und in der Tertiärzeit vertreten sind, 253 tertiäre Holzpflanzen bekannt; jetztlebende nur 132 [2]), von denen 48 hochalpine sind. Die 736 aus der Schweiz genauer bekannten Phanerogamen der Tertiärzeit vertheilen sich auf 89 Familien, daher durchschnittlich auf die Familie 8 Arten fallen, in der jetzigen Schweizerflora aber 22,2. Die Durchsicht der tertiären Florenverzeichnisse [3]) zeigt sofort, dass aus Mitteleuropa eine grosse Zahl wohl charakterisirter Pflanzenformen verschwunden ist, die einst hier lebten, wie z. B. Taxodium, Cinnamomum, Dryandra, Banksia, Sapindus, Dodonaea, Celastrus, Zanthoxylon, Ailanthus, Robinia, Dalbergia, Caesalpinia, Cassia. Die jetzige Flora Mitteleuropas zeigt nur einen kümmerlichen Rest der schöneren und reicheren tertiären; der Verlust den sie durch Aussterben vieler Formen erlitten hat, ist innerhalb der unter den tertiären Petrefacten vertretenen Formenkreise durch das Erscheinen neuer Formen bei Weitem nicht ersetzt worden [4]).

Die Ursachen dieser Verarmung an Formen unserer heutigen Flora sind bekannt. Zwischen der Tertiärzeit und der Gegenwart liegt die Eiszeit — eine Periode, in welche die Hebung der höchsten Gebirge Europas fällt. Während der langen Periode, in welcher die Masse des Schneefalls so gross war, dass Gletscher sich bildeten, welche von den Alpen bis auf den Kamm des Jura und bis weit in das schwäbische Hügelland reichten, dass deutsche Mittelgebirge Gletscher trugen — da musste das durch die häufige und dauernde Bewölkung des Himmels, durch die Menge der wässerigen Niederschläge, durch die Anwesenheit ungeheurer Eismassen im Flachlande verschlechterte Klima der Vegetation der an einen milderen Himmel angepassten Gewächse der Tertiärzeit ungünstig werden. Sie wurden, an den noch bewohnbaren Plätzen, durch solche ihrer Wohngenossen, die der Ungunst des Klima zu widerstehen vermochten, und durch Pflanzen rauherer Himmelsstriche verdrängt, deren Samen vom Pole her einwanderten. In günstigeren Himmelsstrichen mochten die Nachkommen der Formen ihr Dasein

1) Heer, Klima und Vegetationsverhältnisse des Tertiärlandes, Zürich 1860, p. 59.

2) Ders. a. a. O. p. 38. — 3) Ders. a. a. O. p. 152 ff.

4) Formen, die erst nach der Tertiärzeit in Europa aufgetreten sind, sind z. B. Fagus sylvatica, Castanea vesca, die gelappt-blätterigen Eichen. Reste der letzteren beiden Formen finden sich in tertiären Ablagerungen des nordwestlichen Amerika, was — mit der Verbreitung der genannten drei Baumformen in Europa zusammengehalten — auf eine Einwanderung derselben von Osten her hinweiset: A. De Candolle in Ann. sc. nat. 4e S. Bot. 17, p. 49.

fristen, welche der Concurrenz mit besser ausgerüsteten Mitbewerbern erlagen. Aber den Samen (deren nur wenige einen irgend breiteren Meeresarm ohne Verlust der Keimkraft zu durchschwimmen vermögen) war in Europa durch die Configuration von Land und Meer die Möglichkeit der Wanderung südwärts fast ganz abgeschnitten. Nur unter ausnahmsweise begünstigenden örtlichen Verhältnissen, in geschützten Winkeln der Mittelmeerküste z. B. vermochten die der Wärme und des Lichts am Meisten bedürftigen Flüchtlinge die Eiszeit zu überstehen, und nach endlicher Abnahme der Eismassen, nach Eintritt heitereren und wärmeren Wetters ihre Nachkommen zur theilweisen Wiedereroberung des einst besessenen Wohnlandes auszusenden, vor denen dann viele der Eindringlinge in die Hochgebirge zurückweichen mussten. Dass während jener langedauernden schädlichen Einflüsse viele Formen ganz zu Grunde gehen mussten, bedarf ebensowenig einer näheren Ausführung, als die Wahrscheinlichkeit, dass die heimkehrenden oder anderwärts erhaltenen Formen ihre Gestaltung während der langen Frist etwas modificirt hatten. Dies eine Beispiel möge veranschaulichen, wie aus dem Gange der Geschichte der Erdrinde; aus den, durch langsame Hebungen des Meeresbodens über und Senkungen festen Landes unter den Meeresspiegel nothwendig bedingten, Wanderungen der Pflanzenformen einer in ihrer Flora etwas genauer bekannten geologischen Periode die geographische Vertheilung der Pflanzen der Jetztzeit sich mit Zuhülfenahme der Darwin'schen Theorie befriedigend erklärt[1]. Auf einem anderen Wege als auf diesem ist die Erklärung der frappantesten Thatsachen der Pflanzengeographie überhaupt nicht möglich[2]: solcher Thatsachen, wie das Vorkommen der gleichen oder ähnlichen Pflanzenformen auf hohen Gebirgen einerseits und in hohen Breiten, die unter annähernd gleichen Längengraden liegen, andererseits (Polarpflanzen auf Alpen, Pyrenäen, White Mountains, Anden, Altai und Himalaya, selbst noch auf den Sunda-Inseln; patagonische Formen auf den südamerikanischen Anden und den Gebirgen von Venezuela; australische Formen auf den Hochbergen Borneos, einzelne selbst noch auf dem Himalaya). Ferner die Gleichartigkeit der circumpolaren arktischen Vegetation, die nach Süden hin allmälig in den verschiedenen Continenten immer verschiedener wird, um endlich in den Südspitzen von Afrika, Australien und Amerika tiefer gehende Differenzen darzubieten, als sie zwischen anderen Ländern gleicher geographischer Breite bestehen, u. s. f. So liefern die phytopaläontologischen und phytogeographischen Verhältnisse ein weiteres, schwer wiegendes Indicium für die Richtigkeit von Darwin's Theorie.

Die Darwin'sche Theorie will nicht und kann nicht Aufschluss geben über die erste Entstehung der Organismen. Als gegeben setzt sie voraus: lebende Wesen entstanden durch eine nicht weiter zu erklärende Ursache, begabt mit der Fähigkeit der Fortpflanzung, der Hervorbringung von Nachkommen mit denen der Eltern ähnlichen, oder von denen der Eltern etwas abweichenden Eigenschaften. Ueber die Beschaffenheit der ältesten, ursprünglichen Organismen lässt uns die Erfahrung völlig im Stiche (S. 573). Es ist aber vollkommen selbstverständlich, dass die zuerst auf der Erde erscheinenden pflanzlichen Organismen die Fähigkeit der Assimilation

---

1) Weitere Ausführungen geben Darwin, on the origin of species, p. 346 ff.; J. D. Hooker, introduct. essay to the flora of Tasmania, London 1859.

2) A. De Candolle, Géogr. botanique, p. 1334.

nicht organischer Stoffe besitzen, dass sie chlorophyllhaltig sein mussten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass sie von sehr einfachem Baue, einzellige Individuen waren, deren Wachsthum nach verschiedenen Richtungen hin wenig different, deren Form im ausgebildeten Zustande kugelig war [1]). Solcher Pflanzen giebt es gegenwärtig noch sehr viele: die Arten der Gattungen Pleurococcus, Cystococcus, Eremosphaera u. A. Die kleineren derartigen Formen treten auch unter solchen Verhältnissen auf (z. B. bei längerem Stehen ausgekochten Brunnenwassers, dem etwas — etwa 2% — Kalksalpeter zugesetzt war, in verschlossenem gläsernem Kochgefässe, das aber etwas atmosphärische Luft enthalten muss, an der Sonne), welche die Möglichkeit auch zur Jetztzeit noch stattfindenden Urzeugung wenigstens nicht ausschliessen; nicht ausschliessen, dass in der Versuchsflüssigkeit anorganische Substanzen zur Bildung eines oder einiger erster Keime jener einfach gebauten Algen zusammentreten. Es wird sehr schwer sein, durch Versuche, welche keine Bemängelung zulassen, festzustellen, dass solche absolute Neubildung von Organismen auch in der Gegenwart noch stattfinde. Doch habe ich Grund, das endliche Gelingen derartiger Versuche für wahrscheinlich zu halten. Gelingen sie, so ist damit zwar nicht erwiesen, dass auch in früheren Erdperioden, bei anderer Zusammensetzung der Atmosphäre, anderen Verhältnissen der in Wasser gelösten Stoffe, anderer Temperatur ganz ähnliche Organismen aus anorganischem Stoffe sich gebildet haben. Immerhin aber wird die weitere Erörterung von der Voraussetzung auszugehen haben, dass die Organismen, welche die ersten Stammeltern der jetzt lebenden complicirtesten Pflanzenformen waren, jenen höchst einfachen Bau besassen.

Mit der Annahme dieser Voraussetzung erhebt sich eine Schwierigkeit. Die Complication der äusseren Form und des inneren Baues der vorhandenen Gewächse schreitet, von jenen einfachsten Formen ausgehend, nach e i n e r Hauptrichtung hin vor, wenn auch in divergirenden Einzelrichtungen; so dass die Aufeinanderfolge der Formen durch das Bild einer baumartigen Verzweigung sich ausdrücken lässt, und nicht nach sehr verschiedenen Richtungen hin ausstrahlt. Nach der Darwin'schen Theorie müssten ferner die für das Gedeihen des Organismus gleichgültigen Gestaltungen die variableren, die nützlichen dagegen die constanteren sein. Die Erfahrung zeigt das Gegentheil: rein morphologische Eigenthümlichkeiten, z. B. die Stellungsverhältnisse der Sprossungen einer gegebenen Pflanzenform, variiren bei der Cultur kaum jemals, die Abänderung der physiologischen Function bestimmter Organe, durch Aenderung ihrer Structur und Gestalt ist dagegen sehr häufig. Diese Erwägungen [2]) führten Nägeli zu

---

1) Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865, p. 13.

2) Einige neben diesen wesentlichsten Bedenken gegen die Nützlichkeitstheorie erhobene Einwürfe Nägeli's scheinen mir nicht zutreffend. Dass zu verschiedenen Altersperioden der Erde, oder gleichzeitig an weit von einander entlegenen Stellen ihrer Oberfläche unter genau gleichen Verhältnissen niemals ganz ähnliche Formen von Organismen sich bildeten, ist erstens für die einfachsten Organismen zweifelhaft, und zweitens ist nicht erwiesen, vielmehr ist es höchst unwahrscheinlich, dass gleichzeitig an weit auseinanderliegenden Orten der Erdoberfläche, oder zu weit auseinanderliegenden Zeiten jemals genau die gleichen äusseren Einwirkungen auf entstehende oder entstandene Organismen stattgefunden haben. Dass auch jetzt noch, neben höchst complicirten, höchst einfach gebaute Pflanzen vorkommen, kann sowohl durch die, an sich wahrscheinliche, Annahme der noch heute fortdauernden absoluten

dem Schlusse, es sei ausser der Darwin'schen Nützlichkeitstheorie auch die Theorie der Vervollkommnung anzunehmen. »Diese fordert die Annahme, dass die »individuellen Veränderungen nicht unbestimmt, nicht nach allen Seiten gleich»mässig, sondern vorzugsweise und mit bestimmter Richtung nach Oben, nach »einer zusammengesetzteren Organisation zielen. Sie führt zu dem Schlusse, dass »die Entwickelung der organischen Reiche nicht planlos herum tappe und ihr »Correctiv nicht lediglich in der Existenzfähigkeit finde, sondern dass sie nach »bestimmtem Plane erfolge. Es ist hierfür keine übernatürliche Einwirkung nöthig, »welche den Abänderungsprocess leitet. Wie aus einer Eyzelle, vermöge ihrer »chemischen und physikalischen Zusammensetzung, nur eine bestimmte Pflanzen»oder Thierspecies sich entfaltet, so ist in den durch Urzeugung entstandenen »einzelligen Organismen blos die Möglichkeit der Entwickelungsreihen, wie sie »uns im Pflanzen- oder Thierreiche entgegentreten, enthalten«[1]). Ein neu entstandener Organismus soll also, vermöge der seiner Materie inhärenten Kräfte, bei Weiterentwickelung oder Fortpflanzung nur nach bestimmter, wenig divergenter Richtung hin seine Eigenschaften, insbesondere seine Formen, ändern können.

Diese Hypothese scheint mir entbehrlich. Wenn auch im Laufe vieler Jahrtausende viele Verhältnisse der Aussenwelt, welche den Entwickelungsgang der Pflanzen beeinflussen mussten, tief greifende Modificationen erfahren haben, so sind doch gewisse Agentien in der Richtung ihrer Einwirkung auf jedes sich entwickelnde Gewächs von Anfang an beständig sich gleich geblieben. So die Schwerkraft, welche — Unverändertheit des Schwerpunkts der Erde vorausgesetzt — stets in der absolut gleichen Richtung wirkte wie jetzt, so die Beleuchtung durch die Sonne, welche für jeden Punkt der Erdoberfläche von je dieselbe Reihenfolge allmälig sich ändernder Richtungen einhielt. Haben solche Agentien auf die Richtungen der Massenzunahme wachsender Pflanzen einen Einfluss, so muss dieser durchgehend, bei den differentesten Pflanzenformen, in gleichsinniger Art sich äussern. Nun sind aber die Sprossungen der Pflanze wesentlich zur Lothlinie und zur Richtung intensivster Beleuchtung orientirt; sie werden nachweislich nicht nur in ihren Richtungen, sondern auch in ihren Gestaltungen durch Aenderung der Beleuchtungsrichtung, durch Entziehung des Lichts, durch Ersetzung der Schwerkraft durch eine andere Kraft modificirt. Es wird die Aufgabe der nächsten §§ sein, dies im Einzelnen darzuthun. Dass auch andere, in Bezug auf ihre Beeinflussung der Formenbildung der Pflanzen zur Zeit noch unerforschte Kräfte in ähnlicher Weise thätig sind, ist wahrscheinlich. Wärme wird in constant der gleichen Richtung von den Pflanzen in den Weltraum ausgestrahlt; magnetische und elektrische Ströme durchziehen den Pflanzenkörper zwar in allen denkbaren Richtungen, vorzugsweise aber doch in derjenigen der Lothlinie. — Halte ich jene von Anfang an durchaus gleichartige Einwirkung zweier, die Gestalt der

Neuentstehung von einfachsten Organismen erklärt werden, als auch durch die Erwägung, dass die einfachsten Pflanzen entweder nur an solchen Standorten vorkommen, an welchen complicirtere nicht gedeihen können, oder dass sie Standorte, welche durch irgend eine Zufälligkeit pflanzenleer geworden sind, nur transitorisch, bis zur Verdrängung oder Vernichtung durch complicirtere Organismen bewohnen. Wenn nach dem ersten Auftreten einfachster Organismen unter Individuen mit nur wenig differenten Eigenschaften, und unter einer geringen Zahl verschiedener Formen Concurrenz stattfand, so muss sie dafür um so lebhafter sein.

1) Nägeli, Entstehung und Begriff der naturhistorischen Art, München 1865. p. 27.

Pflanzen mächtig beeinflussender Kräfte zusammen mit der Erwägung, dass Complication des Baues, dass der Uebergang einer wachsenden einzelligen Pflanze in einen mehrzelligen Zustand, die Herstellung eines Fachwerks aus kleinen Hohlräumen mit in Spannung befindlichen Wänden, die Entwickelung von Gewebmassen mit starren Wänden (die Verholzung) durch die Festigung, welche sie dem Pflanzenkörper verleihen, von dem entschiedensten Vortheile für das Gedeihen desselben, für die Möglichkeit seiner Volumenzunahme über ein gewisses Maass hinaus sein müssen, indem durch jene Festigung seine Widerstandsfähigkeit gegen äussere Schädlichkeiten potenzirt ward, so erklärt sich mir hinreichend die bei aller Mannichfaltigkeit doch gleichartig, in demselben Sinne erfolgte und erfolgende Entwickelung der Gestalt und Steigerung der Complication des Baues der ausgestorbenen wie der lebenden Pflanzenformen.

Wohl aber bedarf die Darwin'sche Theorie des Correctivs der Untersuchung, in wie weit von Aussen auf den Organismus wirkende Kräfte für dessen Gestaltung maassgebend sind. Mit dieser Frage hat der Autor jener Theorie sich nicht beschäftigt. Die Nützlichkeitstheorie, ausgehend von der in ihrem Warum ganz unbekannten Neigung der Organismen, ihre Eigenschaften gelegentlich etwas abzuändern, erklärt jede in der Natur vorkommende Gestaltung oder sonstige Eigenschaft eines Organismus für eine Anpassung an die äusseren Verhältnisse, und erklärt damit zu viel; sie schneidet die Erforschung der nächsten Ursachen ab. Die Thatsache z. B., dass die senkrecht wachsenden Sprossen einer Kastanie fünfzeilig, die gegen den Horizont geneigten zweizeilig beblättert sind, erklärt sich nach der Nützlichkeitstheorie sehr leicht, wenn auch nicht einfach: an den verticalen Achsen werden die Blätter dann der Beleuchtung von Oben die meiste Oberfläche, ohne Beschattung des einen durch das andere darbieten, wenn sie schraubenlinig stehen; an den von der Lothlinie divergirenden Zweigen dagegen bei zweizeiliger Blattstellung. Durch Erblichwerden der Eigenschaft, an der Hauptachse die Blätter nach der Div. $^{2}/_{5}$, an den Seitenzweigen aber zweizeilig anzulegen, könnte jene Anpassung zu Stande gekommen sein. Der Versuch aber zeigt, dass die zweizeilige Stellung der Blätter an den von der Verticale abgelenkt wachsenden Achsen durch die Einwirkung der Schwerkraft verursacht wird. Es ist eine der nächsten und dringendsten Aufgaben der Forschung, auf die oben ausgesprochene Frage Antworten zu suchen. Selbstredend ist bei der Untersuchung der Beeinflussung der Gestaltung der, von ihrer Umgebung im höheren Grade abhängigen, dazu auch dem Experiment leicht sich unterwerfenden Pflanzen eher ein Erfolg zu erhoffen, als bei der gleichen Untersuchung an Thieren. Sei im Folgenden der Anfang davon gemacht.

§ 23.

Beeinflussung der Gestaltung der Pflanzen durch in Richtung der Lothlinie wirkende Kräfte.

Die Kräfte, welche die Formen sich entwickelnder Pflanzentheile bestimmen, sind gegenwärtig zum weitaus grösseren Theile noch völlig unbekannt. So vor Allen diejenigen, welche die specifisch verschiedenen, erblich beständigen Gestaltungsvorgänge bedingen. Wir vermögen zur Zeit kaum die Ursachen zu ahnen,

aus welchen das Wachsthum der Pflanze bestimmte Richtungen bei der Auszweigung der Achse, der Anlegung von Blättern, der Ausbildung derselben u. s. w. einschlägt. Wenn wir auch ermitteln können, dass das Maass des Breitenwachsthums der Basen der letztzuvor gebildeten Blätter bestimmend ist für den Entstehungsort und die Stellung neu auftretender Blätter; wenn überhaupt vielfach in deutlicher Ausprägung eine nahe Beziehung hervortritt zwischen der Stellung bereits gebildeter seitlicher Sprossungen und derjenigen neu sich bildender, so ist uns doch das Ursächliche dieser und ähnlicher nächster Vorbedingungen der Neugestaltung verborgen, und wir sind, um den Entwickelungsgang zu begreifen, lediglich auf die Hypothese Darwin's angewiesen. Dies gilt vielfach selbst von den einfachsten Vorgängen. Wir kennen z. B. nicht den Grund, aus welchem Pinus silvestris nach der Blüthezeit die Stiele ihrer Zapfen abwärts krümmt, während dieselben Organe bei Pinus Laricio und P. Mughus aufrecht bleiben. Wenn auch die Mechanik dieser und vieler ähnlicher Vorgänge mit Leichtigkeit sich ergründen lässt, wenn auch leicht einzusehen ist, dass bei P. silvestris die Richtungsänderung das Ausstreuen der Samen erleichtert und somit einen Vortheil bringt, so ist damit doch noch nicht erklärt, warum — um bei dem gewählten Beispiel stehen zu bleiben — an neben einander stehenden Individuen der genannten Arten, unter gleichen äusseren Umständen, bei Pinus silvestris die den Zapfenstiel abwärts krümmende Aenderung der relativen Maasse der Gewebespannung eintritt, während sie bei P. Laricio und P. Mughus unterbleibt.

Einige bekannte Kräfte, welche auf jedes vegetirende Gewächs nothwendig einwirken, beeinflussen indess die Gestaltung sehr vieler Pflanzen und Pflanzentheile, wenn sie auch nur in zweiter Reihe formbestimmend sind. In erster Linie sind die specifischen, erblichen, unbekannten bildenden Kräfte thätig. Mit ihnen zusammen aber wirken bekanntere, ausserhalb der Pflanze thätige Kräfte, und dieses Zusammenwirken liefert ein Ergebniss gemischter Natur; eine Gestaltung, welche den in Nebendingen bestimmenden Einfluss der zweiten Kraft zu erkennen giebt. In der vor allen augenfälligsten Weise wird die Form der Pflanzen beeinflusst durch eine in Richtung der Lothlinie thätige Kraft oder Summe von Kräften. Nicht allein bewirkt nachweislich die Einwirkung der Schwerkraft eine Aufwärtskrümmung der völlig oder nahezu ausgebildeten Pflanzentheile, in denen ein erhebliches Maass von Spannungsdifferenzen zwischen verschiedenen Zellmembranen besteht, und eine Abwärtskrümmung solcher Theile, in denen diese Spannung fehlt (S. 282), — Verhältnisse welche von entscheidendster Bedeutung für den Haushalt wie für die Tracht der ganzen Pflanze und einzelner Auszweigungssysteme sind, — sondern auch während der Anlegung und auf den ersten Stufen der Ausbildung neuer Theile tritt vielfältig der die Gestaltung wesentlich mitbestimmende Einfluss einer in verticaler Richtung wirkenden Kraft hervor. So ist es bei der unendlichen Mehrzahl, sehr wahrscheinlich bei der Gesammtheit der symmetrischen Bildungen; bei den Pflanzentheilen, welche solcher Art gestaltet sind, dass sie durch nur einen Schnitt in zwei einander ähnliche Hälften zerlegt werden können, deren eine das Spiegelbild der anderen darstellt. Einzelnbildungen oder Sprossungscomplexe, welche für sich betrachtet asymmetrisch erscheinen, sind gemeinhin zu anderen gleichartigen Bildungen desselben Individuums symmetrisch. Dies gilt von den seitlichen Blättchen gefiederter und gefingerter Blätter von Leguminosen, Rosaceen, Hippocastaneen, von den Zweigen mit

zweizeilig gestellten Blättern von Celtis, Ulmus, Fagus, Begonia, Cucurbita u. v. A. ebenso gut, als von den seitlich abstehenden (nicht in einer durch die Achse des Stängels gelegten Verticalebene inserirten) asymmetrischen Blättern gegen den Horizont geneigter Zweige von Gewächsen mit dreizeiliger (gerade oder schief dreizeiliger) Blattstellung, wie z. B. Quercus, Liquidambar, Rhus Cotinus, und von den asymmetrischen Blüthen der Marantaceen, von denen zwei in demselben Wirtel aufeinander folgen, die zu einander symmetrisch sind. In allen diesen Fällen ist (für die Auszweigungen mit transversaler Distichie der Blätter in der weiterhin zu erörternden Modification) die Ebene jenes in zwei symmetrische Hälften theilenden Schnitts eine Verticalebene. So auch bei der grossen Mehrzahl symmetrischer Blüthen. Und wo die Ebene jenes Schnittes für die Einzelblüthe nicht die Lothlinie in sich aufnimmt, wie bei Petunia, oder wo die Einzelblüthen asymmetrisch sind, wie bei Corydalis, Fumaria [1]), da bildet die Inflorescenz ein symmetrisches Ganzes, das durch eine Verticalebene in zwei ähnliche Hälften zerlegt werden kann, deren eine die andere abspiegelt. In einer Anzahl von Fällen kann durch den Versuch nachgewiesen werden, dass die, solche Gestaltungen beeinflussende Kraft die Schwerkraft ist. Sehr wahrscheinlich ist sie es in der grossen Mehrzahl derartiger Entwickelungsvorgänge.

Beziehungen der Form des Pflanzenkörpers zur Lothlinie zeigen sich an verschiedenen Gewächsen in sehr ungleichem Maasse. Manche Pflanzen (einzellige, kugelige Algen) und viele Pflanzentheile entwickeln ihre Formen in den verschiedensten Lagen gegen den Horizont in völlig gleichartiger Weise. Aber es giebt schwerlich irgend eine, nach bestimmten Richtungen vorzugsweise intensiv wachsende Pflanze, welche nicht wenigstens in einzelnen Theilen oder während einzelner Phasen der Entwickelung in ihrer Gestaltung durch eine vertical wirkende Kraft mächtig beeinflusst würde.

Das Tageslicht trifft die Pflanzen vorzugsweise von oben. Sein formenbestimmender Einfluss — er wird im nächsten § erörtert werden — wirkt vielfach in ähnlicher Weise, wie eine ausschliesslich in verticaler Richtung thätige Kraft, insbesondere auf gegen den Horizont stark geneigte Pflanzentheile. Vielfältig wird die Gestaltung pflanzlicher Sprossungen von jener Kraft und vom Lichte gleichzeitig beeinflusst; der Process wird durch die gleichzeitige Mitwirkung zweier verschiedener äusserer Agentien mit den eigenthümlichen Bildungstrieben des Organismus ein verwickelterer. Es ist nicht immer leicht, experimentell die eine oder die andere der fremden Kräfte von der Einwirkung auf die Entwickelung der Pflanze auszuschliessen. Viele Pflanzen wachsen absolut nicht weiter, wenn das Licht ihnen gänzlich entzogen wird (so z. B. Cupressineen, Neckera pinnata und N. complanata). Viele Pflanzentheile nehmen, wenn sie gewaltsam aus der bisherigen Lage zur Lothlinie gebracht werden, vermöge energischer geocentrischer Krümmungen in kürzester Frist das frühere Lagenverhältniss wieder an. Zwar lässt sich in einer Reihe von Fällen auf einfache Weise darthun, dass entweder die Schwerkraft oder das Licht bei der Beeinflussung der Gestaltung maassgebend ist; so die

1) Während der Bildung des Spornes ist die knospende Inflorescenz von Corydalis und Fumaria seitwärts geneigt, bei Cor. cava selbst überhängend. Die ursprünglich seitlich stehenden Spornen werden an allen Blüthen in der Richtung nach der Medianebene der Inflorescenzachse hin und nach aufwärts entwickelt; die Spornen stehen an den (von unten her gesehen) links von der Inflorescenzachse stehenden Blüthen rechts, und umgekehrt. Die spätere Drehung des Blüthenstiels führt den Sporn häufig über die Medianebene der Blüthe hinaus, so dass die Spornen zur Blüthezeit nach auswärts gerichtet sind: so bei Corydalis ochroleuca und nobilis.

Schwerkraft z. B. aus dem gleichartigen Verhalten zur Lothlinie bei in sehr verschiedener Richtung auftreffender Beleuchtung, wie es etwa die Keimpflanzen von Cupressineen zeigen; oder aus der Umkehrung der Richtung der Förderung des Wachsthums bei Umkehrung der Lage des sich entwickelnden Pflanzentheils gegen den Horizont während gleich bleibender Richtung der Beleuchtung, wie sie an den Blättern erst geneigt, dann senkrecht aufwärts wachsender Epheuzweige sich findet; — die Beleuchtungsrichtung dagegen bei deutlichem Hervortreten einer Beziehung der Förderung der Entwickelung zur Richtung der intensivsten Beleuchtung in jeder Stellung der Theile gegen den Horizont, wie sie u. A. bei Verbreiterung der Aeste und Blattstiele vieler neuholländischer Acacien vorkommt, die im Gewächshaus ihr Licht einseitig empfangen. Zur genaueren Prüfung mancher der hier einschlagenden Thatsachen bedarf es aber entweder einer Vorrichtung, vermöge deren die Pflanze bei einseitiger Beleuchtung der Einwirkung der Schwerkraft völlig entzogen, oder einer solchen, vermöge deren sie allseitig gleichmässig beleuchtet wird, während die Schwerkraft, etwa zum Theil durch eine andere Kraft ersetzt, auf sie fort und fort einwirkt. Ein Apparat, welcher bei horizontaler Stellung der Rotationsachse die, nur in Richtung der Achse, von der Seite her beleuchteten Versuchspflanzen in angemessener Geschwindigkeit im Kreise herum führt, würde der ersten dieser Anforderungen genügen. Die Herstellung einer Maschine, welche eine Last von einigen Pfunden in solcher Weise lange dauernd Tag und Nacht bewegt, hat aber grosse praktische Schwierigkeiten. Mit einem durch Gewichte getriebenen Laufwerke kommt man nicht zum Ziel; die Reibung ist zu gross, die Last wird nicht bewältigt. Wo nicht eine Wasserkraft zur Verfügung steht, ist der Versuch sehr schwer ausführbar. Dagegen lässt sich das Experiment leichter so einrichten, dass die Versuchspflanzen, ausschliesslich von der Seite her, in horizontaler Richtung beleuchtet, um eine verticale Rotationsachse kreisen. Dann erhalten die Versuchspflanzen gleichmässig Licht. Um der Beleuchtung die genügende Intensität zu geben, kann das Himmelslicht durch Spiegel aufgefangen und horizontal auf die Pflanzen geworfen werden. In solcher Weise habe ich eine Reihe von Experimenten ausgeführt, deren Ergebnisse im Folgenden ihres Orts mitgetheilt werden sollen. Die Zahl der Experimente liess sich bisher nicht weiter steigern, da jedes einzelne längere Zeit, mindestens 3 Wochen erfordert.

Schon in den Formen derjenigen Pflanzenkörper, deren Gestaltungsprocess in der einfachsten Weise erfolgt und am raschesten verläuft, treten Beeinflussungen durch die Schwerkraft deutlich hervor: bei den Formen- und Ortsveränderungen der Plasmodien von Myxomyceten. Und zwar sind diese Beziehungen doppelter, einander entgegengesetzter Natur. Die Körpermasse der Plasmodien folgt zu Zeiten passiv dem Zuge ihrer Schwere; zu Zeiten steigt sie, irgend einem festen Körper angeschmiegt, aufwärts; selbst an senkrechten oder überhängenden Flächen.

Die Plasmodien senken sich in ihrem Substrat periodisch abwärts, periodisch bewegen sie sich in demselben aufwärts und kriechen auf dessen Oberfläche hervor. Diese Ortsveränderungen finden auch bei völligem Ausschlusse des Tageslichts und bei gleichbleibender Temperatur statt. Ich habe Plasmodien von Stemonitis fusca, welche in Sägemehl lebten, das in einem völlig finstern Raume (grossen Blechkasten) gehalten wurde, binnen 48 Stunden zweimal in die Unterlage versinken und aus derselben wieder hervortreten sehen, während die Temperatur der Sägespänemasse nur zwischen + 19° und + 20°,5 C. schwankte. Plasmodien von Aethalium septicum zeigten mir unter ähnlichen Verhältnissen vier Tage lang Aenderungen des Niveau, innerhalb dessen sie in Gerberlohe besonders reichlich angehäuft waren. Bald sammelten sie sich dicht an und auf der Oberfläche, bald in der Tiefe einiger Zolle. In horizontaler Richtung änderten sie dabei kaum merklich den Ort; sie erhielten sich in einer grossen Masse von Lohe ungefähr auf derselben, handtellergrossen Stelle; nur zu verschiedenen Zeiten in verschiedenen Tiefen. Auf einer planen, geneigten Unterlage, einer Glas- oder Metallplatte z. B. kriechen die Plasmodien von Aethalium septicum in völliger Dunkelheit zeit-

weilig nach abwärts, zeitweilig (und zwar im Allgemeinen öfter) schlagen sie die entgegengesetzte Richtung ein. Die Zeitfristen, während deren die eine oder die andere Richtung eingehalten wird, sind sehr ungleiche. — In einem aus zwei Uhrgläsern von je 25 CM. Durchmesser gebildeten linsenförmigen Hohlkörper, der 150mal in der Minute um seine Achse sich drehte, und in welchem, auf feuchtem Papier, zahlreiche Plasmodien von Aethalium septicum sich befanden, sammelten sich die meisten im Centrum, dort zusammenfliessend. Einzelne Massen aber wanderten nach der Peripherie und gingen selbst durch die Fuge zwischen beiden Hohlgläsern hindurch — Die Plasmodien der Myxomyceten erhalten die Fähigkeit, dem Zuge ihrer Schwere entgegen den Ort zu verändern, beim Herannahen der Fruchtbildung in eminentem Grade. Dann treten sie unter allen Umständen auf und über die Oberfläche ihres Substrats, und oft kriechen sie Zoll- bis Fusshoch an festen Körpern empor. Stemonitis fusca, die schon während der vegetativen Periode ihre besonders zähflüssigen Plasmodien nicht selten in hohen, bis halbkugeligen oder paraboloïdischen, mit vielen Spitzen und Zipfeln besetzten, fortwährend die Gestalt ändernden Massen über die Unterlage erhebt, erklettert bei der Fruchtbildung in der Regel die höchsten in der Nähe befindlichen Punkte. Sie steigt z. B. an Topfpflanzen, welche in das von ihr bewohnte Sägemehl gestellt sind, bis auf die Spitzen der höchsten Blätter, die dann von der Last der sich ansammelnden, zu Früchten werdenden Masse nach abwärts gebogen werden. Ich sah Fruchtgruppen dieses Pilzes auf 10 CM. über dem Boden erhabenen, frisch grünen Blättern einer jungen Lobelia. Die zu Fruchtkörpern zusammen tretenden Plasmodien von Aethalium septicum steigen nicht selten aus Lohbeeten an den in diese eingesetzten Topfgewächsen empor. Ich sah eine faustgrosse noch weiche Masse davon auf einem Blatte einer Strelitzia Reginae 3 Fuss über der Oberfläche des Lohbeets. Sie war durch einen dünnen Strang mit einer etwa $1/2$ Fuss tiefer auf dem Blattstiel sitzenden etwa haselnussgrossen Masse verbunden, welche allmälig in die grössere obere überfloss, worauf der Strang eingezogen wurde.

Nicht wenige Pflanzentheile lassen in frühester Jugend eine Förderung des Wachsthums in der Richtung des Nadir — abwärts — erkennen, welche dem zeitweiligen Einsinken der Myxomyceten-Plasmodien in ihr Substrat entspricht. In den meisten der hieher gehörigen Fälle tritt bei weiterer Entwickelung eine Förderung des Wachsthums in Richtung des Zeniths — aufwärts — an die Stelle jener. Diese Begünstigung der Massezunahme nach Oben stellt sich meistens ein noch während der früheren, von lebhafter Zellvermehrung begleiteten, Entwickelungszeit der Gebilde, geraume Zeit bevor die betreffenden Pflanzentheile, aus dem Knospenzustand heraustretend, die Fähigkeit zur geocentrischen Aufwärtskrümmung erlangen. Häufiger noch, als die Aufeinanderfolge der Wachsthumsförderungen abwärts und aufwärts, kommt die Förderung allein in der Richtung nach Oben zur Erscheinung. Sie ist von allen Beeinflussungen der Gestaltung der Pflanzen durch in Richtung der Lothlinie thätige Kräfte weitaus die verbreitetste.

Eine Beeinflussung der Gestaltung, nicht nur der Richtung wachsender Pflanzentheile nach abwärts hin, ist vor Allem die durch die Schwerkraft bewirkte Lenkung der Spitzen gegen den Horizont geneigter Wurzeln nach Unten. Der Vegetationspunkt der Wurzel selbst, nicht nur die jüngsten, noch spannungslosen Dauergewebe werden dabei afficirt, bei solchen Wurzeln, deren Wurzelhaube einen Theil des in Zellvermehrung begriffenen Gewebes des Wurzelendes blos lässt. Trifft eine solche Wurzel auf ein Hinderniss des Wachsthums, so breitet sich ihr Ende aus, als wäre es durch Aufstampfen auf den hemmenden Körper breit gequetscht. Wird die Schwerkraft bei einem Rotationsversuche durch die Centrifugalkraft ersetzt, und wird die Intensität der Einwirkung dieser durch Steigerung der Drehungsgeschwindigkeit auf ein hohes Maass gebracht, so wird

das wachsende Wurzelende relativ dünner, und wächst zweifelsohne in gleichem Zeitabschnitte stärker in die Länge, als unter gewöhnlichen Verhältnissen (S. 282 ff).

Die Aufeinanderfolge der Wachsthumsförderungen abwärts und aufwärts tritt in anschaulicher Weise während der Entwickelung der Blätter der meisten Begonien hervor [1]).

Die Zweigspitzen dieser Pflanzen sind, soweit ihre Blätter noch im Knospenzustande sich befinden, stets von der Verticalen abgelenkt. Auch bei den senkrecht stehenden Sprossen aufrecht wachsender Arten, wie B. incarnata, fagifolia, Drègei sind jene Spitzen übergeneigt. Die Stellung der Blätter seitlicher Achsen ist zwar zu derjenigen der relativen Hauptachsen transversal zweizeilig. Aber auch diese Seitenachsen neigen sich schon sehr frühe, vor und während der Entwickelung der beiden ersten, rechts und links vom Stützblatt stehenden Blätter stark gegen den Horizont, und drehen sich gleichzeitig um etwa eine Achtelswendung, so dass die Spitzen der gerollten Stipulae von dem Zweige einer um beiläufig unter 45° geneigten Hauptachse weit spreizend nach aufwärts abstehen, und somit die Blätter auch der Seitenachse den Seitenkanten derselben, rechts und links von einer durch die Längslinie des Zweiges gelegten Verticalebene, inserirt sind. Die Drehung der Seitenknospen wird bei vielen Arten (z. B. bei B. Drègei, incarnata) durch eine kleine (etwa $^1/_{16}$ des Umfangs betragende) Aufwärtsdrehung jedes der von Blatt zu Blatt knickbogigen Internodien des Stängels begünstigt; Drehungen die von Internodium zu Internodium wechselwendig sind. Jedes Blatt entwickelt zeitig zwei Stipulae, welche rasch sich verbreiternd die Anlagen von Blattstiel und Spreite, sowie das Achsenende umhüllen. Zuerst wächst die nach Unten gewendete dieser Stipulen rascher als die andere (Fig. 171). Dann aber wird die nach Oben gekehrte Stipula

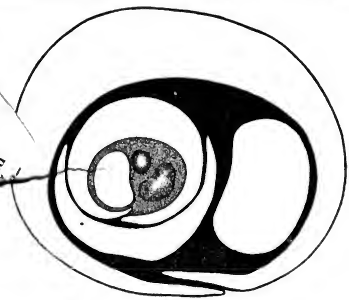


Fig. 171.



Fig. 172.

Fig. 171. Querdurchschnitt einer Blattknospe der Begonia fagifolia, dicht über dem Vegetationspunkte der Achse genommen. Die kreisrunde Protuberanz in der Mitte der linken Längshälfte der Figur ist das Achsenende. Rechts darunter sieht man die Anlage des jüngsten Blattes; Stipula und Blattstiel hängen hier zusammen. Die Anlage der nach unten gewendeten Stipula ist grösser als die der anderen. Zur Linken der durchschnittene Stiel des zweiten Blatts; darüber die obere, darunter die untere Stipula desselben. Rechts Stiel des dritten Blatts, umhüllt von der oberen seiner Stipulen.

Fig. 172. Ein etwas höher genommener Querschnitt der nämlichen Knospe, schwächer vergrössert. Er zeigt die gefalteten Spreiten des zweiten und dritten Blattes.

1) Nicht sämmtlicher: einige Arten, wie Begonia hydrocotylaefolia und B. heracleifolia, bilden ihre Blätter in beiden zu den Seiten der Mediane liegenden Längshälften sehr gleichmässig aus.

im Wachsthume vor der unteren sehr gefördert. Die rasche Verbreiterung ihres aufwärts gerichteten freien Randes führt dazu, dass dieser bereits die Rückenfläche des nächsthöheren Blattes erreicht und über deren Mittellinie hinausgreift, bevor der freie Rand der unteren Stipula an dieser Stelle anlangt. So wird die obere Stipula von der unteren gedeckt, auch bei den Arten, deren Stipulae nur wenig sich verbreitern, z. B. Begonia incarnata, und es sind die Stipulae (beide zusammengenommen) der (auf dem von oben gesehenen Querdurchschnitt der Knospe) rechtsstehenden Blätter linkswendig, die der linksstehenden rechtswendig gerollt. Bei Begonia fagifolia verbreitern die Stipulae auch die gegen den Stiel des zugehörigen Blattes gewendeten Ränder, welche hinter diesem Blattstiele vorbei greifen. Die obere Stipula umrollt demgemäss für sich allein das zugehörige Blatt und alle höheren Theile des Stängels. Der untere Rand der oberen Stipula ist bereits über die Mitte des Blattstielrückens hinaus gewachsen, wenn der obere Rand diesen Ort erreicht. Jener wird von diesem bedeckt, und es ist somit die Rollung der oberen Stipula für sich allein der Rollung der beiden Stipulen zusammen gegensinnig, an den links stehenden Blättern linkswendig, und umgekehrt. Die untere Stipula erreicht kaum die Hälfte der Breite der oberen, und legt sich dieser von unten her flach an (Fig. 171). — Die Blattspreiten der Begonien entwickeln sich in der ersten Anlage aufwärts und einwärts einfach zusammen gefaltet; der Art, dass die Einfaltungsebene mit der durch die Stängelachse gelegten Verticalebene einen spitzen, nach unten geöffneten Winkel bildet. Auf den frühesten Jugendzuständen wächst die untere Längshälfte, welche nach der Entfaltung des Zweiges als die vordere, der Zweigspitze zugekehrte sich darstellt, rascher in die Breite als die obere (künftig hintere). Diese zeitige Begünstigung des Wachsthums der unteren Blatthälfte wird bald von der oberen Hälfte weit überholt. Die obere, hintere Hälfte der Lamina wird die grössere, breitere (Fig. 172) [1]. So auf den ersten Blick anschaulich bei Begonia fagifolia, zebrina, Drègei. Bei vielen Arten scheint die vordere Längshälfte der Blattspreite die umfangreichere: so z. B. bei B. argyrostigma, manicata, picta, rubrovenia, xanthina. Dies liegt daran, dass die Blattspreite während der Entfaltung des Blattes überkippt, ih[illegible] Ober[illegible]seite gegen die Spitze des geneigten Stängels hinwendend. B. incarnata zeigt [illegible] den Zweigenden Blätter, die im Uebergange aus der Knospenlage in die übergekipp[illegible] ob bei sich befinden. [illegible]onicera

Mehrere Laubbäume zeigen in der Entwickelung der Stipulae der Blätte[illegible]n, der Lothlinie hinweg geneigter Zweige, ähnlich wie die Begonien, in früher Jugend eine Förderung des Wachsthums der nach unten gewendeten, später eine solche der nach oben gekehrten Stipula.

Am augenfälligsten ist dieses Verhältniss bei Alnus (glauca) und bei Ulmus (effusa). Die untere Stipula (*st.* 1 der Fig. 173) wächst am sehr jungen Blatte zur vierfachen Breite der oberen (*s.* 1) heran, und entwickelt dabei nach unten hin einen weit vorspringenden Kiel. Die obere Stipula älterer Blätter beschleunigt ihr Wachsthum, so dass endlich die Breite der oberen Stipula zu der der unteren sich verhält etwa = 1 : 2 (*s.* 5 und *st.* 5 der Fig. 173). Immer aber bleibt diese viel breiter als jene. — Bei Planera Richardi ist die untere Stipula der beiden innersten jüngsten Blätter der quer durchschnittenen Knospe etwas grösser, als die obere. Schon am drittjüngsten Blatte aber kehrt dies Verhältniss sich um, und bei allen folgenden Blättern bleibt die nach oben (am entfalteten Zweige nach hinten) gewendete Stipula die breitere (Fig. 174). Celtis australis zeigt ähnliche Verhältnisse, doch minder auffällig (vergl. Fig. 180, S. 595).

Bei vielen Pflanzen, deren Blattstiele Stipulen-Paare tragen, ist dagegen von vorn herein die Entwickelung der nach oben gekehrten Stipula überwie-

1) Zur bequemen Veranschaulichung dieser Lagenverhältnisse der Blattspreitenhälften halte man einen Zweig einer beliebigen zweizeilig beblätterten Pflanze, z. B. der Weinrebe, des Epheu so vor sich, dass die Oberseite der Blätter vom Beschauer hinweg gekehrt ist, blicke von oben auf den Zweig, und falte die Vorderfläche eines seiner Blätter zusammen.

gend begünstigt: so bei Platanus occidentalis, Acacia longifolia Willd., Castanea vesca (Fig. 163, 169, S. 539, 540).



Fig. 173.

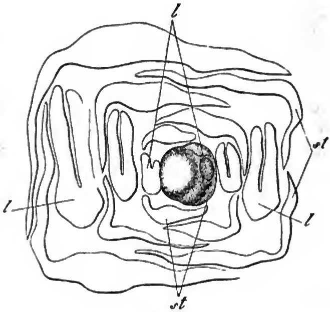


Fig. 174.

Die früher oder später eintretende Förderung des Breitenwachsthums des nach oben gewendeten Randes der Insertion von Blättern, welche seitlich an gegen den Horizont geneigten Achsen stehen, ist eine überaus verbreitete Erscheinung. Sie ·t zur Folge, dass die Blätter nicht genau aufrechter Zweige der meisten Bäume ·hse schief angeheftet sind: der Art, dass die Blattinsertionen nach vorn värts geneigte Streifen darstellen [1]). Der nach oben gewendete Rand der sis — beziehendlich derjenige der oberen Stipula — wächst zur Zeit der en beginnenden Verlängerung der Internodien rascher um einen bestimmten Bruchtheil des Stammumfanges in die Breite, als der nach unten gewendete Rand. Jener erreicht eine von der Mitte des Blattgrundes z. B. um $^1/_4$ der Zweigperipherie nach oben entfernte Längskante des Stängels etwas früher, als dieser eine ebensoweit nach unten hin entlegene. In dieser Zeitdifferenz hat bereits eine kleine Verlängerung des Stängels stattgefunden. Der nach unten gewendete Rand kommt somit der Zweigspitze etwas näher zu stehen, als der nach oben gekehrte.

Fig. 173. Querdurchschnitt der inneren Region einer seitlichen Knospe der Ulmus effusa. *a* Achsenende; *f, f1, f2 ... f6* die Spreiten des 1ten bis 6ten Blattes; *s1, s2 ... s6* die oberen Stipulae, *st1, st3 ... st5* die unteren Stipulae der gleichzifferigen Blätter. Die untere Stipula des 6ten Blattes ist aus der Zeichnung weggelassen, um dieselbe nicht allzusehr zu vergrössern; ebenso die weiter nach aussen (unten) stehenden Blätter.

Fig. 174. Querdurchschnitt der Mittelregion einer Seitenknospe der Planera Richardi. Das jüngste Blatt, rechts neben dem die Mitte der Figur einnehmenden Achsenende, hängt mit seinen beiden Stipulen zusammen. Bei allen älteren Blättern geht der Schnitt über der Basis (Verbindungsstelle) von Blattstiel und Stipulen hindurch. Man sieht die nach oben zusammengefaltete Lamina des Blatts, über derselben die obere, unter ihr die untere Stipula; beide Stipulen sind in rechten Winkeln gefaltet.

---

1) Das Thatsächliche der Erscheinung wird bereits vom Begründer der Phyllotaxis hervorgehoben: Schimper üb. Symphyt. Zeyheri, p. 96. — Siehe auch Wigand, Baum (Braunschweig 1854), p. 44; Möhl; morphol. Unters. üb. die Eiche (Cassel 1862), p. 12.

Beispiele: Corylus, Celtis, Prunus, Pyrus, Quercus, Castanea, Fagus. Letzterer Baum zeigt die Erscheinung am Deutlichsten, insofern die Narben der Stipulen, an einjährigen Zweigen noch kenntlich, einen vollen Umgang einer den Zweig ansteigenden Schraubenlinie bilden, welche Linie an (von unten auf den Zweig gesehen) links stehenden Blättern linksumläufig, an rechts stehenden rechtsumläufig ist. Verticale Sprossen der nämlichen Pflanzen (bei Fagus nur als halbjährige Keimpflanzen zu finden) zeigen keine schiefe Anheftung der Blätter. Wohl aber sind auch an schräg abwärts gerichteten Zweigen von Castanea, Fagus und Quercus die Insertionsstreifen der Blätter nach vorn und abwärts geneigt: ein Zeichen, dass diese Richtung eben nur in der Lage der Zweigknospen zur Lothlinie begründet ist. — Ganz ähnlich schief angeheftet sind die zwei oberen, oder die zwei einzigen Blattreihen vieler auf dem Boden kriechenden Jungermannieen, z. B. Alicularia scalaris, Jungermannia crenulata und Verwandte, J. bicuspidata.

Die Laubspreiten seitlich stehender Blätter gegen den Horizont geneigter Zweige sehr vieler Pflanzen verhalten sich denen der Begonien darin ähnlich, dass bei einer Knospenlage der zusammengefalteten bis flachen Lamina, die mit einer durch die Längsachse des Zweiges gelegten Verticalebene einen nach u n t e n geöffneten spitzen Winkel bildet, die in der Knospe o b e r e Hälfte des Blatts (nach der Entfaltung die hintere) die grössere ist. So z. B. bei den zweizeiligen Blättern von Fagus sylvatica, Castanea vesca, Vaccinium Myrtillus, Hedera Helix, Cucumis, Cucurbita, Aristolochia Sipho und pubescens, Betula lenta, Cercis Siliquastrum. Der Unterschied des Umfangs beider Längshälften des Blatts ist ziemlich beträchtlich bei dem ersten der vorhergenannten Beispiele; minder gross und nicht völlig constant (insofern auch gleichgrosse Blatthälften vorkommen) bei den letzteren, bei welchen indess niemals das umgekehrte Verhältniss sich findet.

Die nämlichen Differenzen des Umfangs der Spreitenhälften walten ob bei den in zweigliedriger Decussation stehenden Blättern von Cornus alba, Lonicera tatarica, Syringa vulgaris; und bei den seitlich inserirten (nicht bei denjenigen, deren Insertion in eine durch den Zweig gelegte Verticalebene fällt) der nach der Divergenz $^2/_5$ einander folgenden Blätter von Quercus Robur (sessiliflora). In allen diesen Fällen zeigt jeder Querdurchschnitt einer Blattknospe das Vorauseilen des Breitenwachsthums der oberen Blatthälfte sehr deutlich; besonders anschaulich Castanea vesca (Fig. 163, S. 539), Quercus, Syringa, bei welcher letzteren, wie bei den Pflanzen mit kreuzweis gestellten Blattpaaren im Allgemeinen, die decussirten Blätter aller seitlichen Knospen der Art gestellt werden, dass die Medianebenen keiner der Blattreihen senkrecht sind. — Hedera Helix zeigt in überzeugender Weise, dass die Förderung des Breitenwachsthums der in der Knospenlage dem Zenith zugekehrten Blatthälfte einzig und allein, unabhängig von Beleuchtung und sonstigen bekannten äusseren Einwirkungen wie von unbekannten, der Pflanze eigenthümlichen Bildungstrieben, die ungleiche Ausbildung der beiden Längshälften der Lamina bedingt. Nur an den gegen den Horizont geneigten, am Boden kriechenden, oder schräg aufwärts strebenden, oder schräg abwärts hängenden Sprossen ist die hintere (unter solchen Richtungsverhältnissen des Zweiges in der Knospenlage obere) Blatthälfte die grössere. Das Verhältniss kehrt sich sofort um, wenn zweizeilig beblätterte Epheusprossen eine genau verticale Richtung annehmen, z. B. wenn sie an einer Mauer senkrecht emporwachsen. Derselbe Spross, dessen Blätter ihre hinteren Hälften grösser ausbilde-

ten, bevor er — kriechend oder schräg kletternd — die Mauer erreichte, bringt Blätter mit grösseren vorderen Hälften von dem Augenblicke an hervor, in welchem er, in Folge seines negativen Heliotropismus dicht an die Mauer angepresst und an ihr wurzelnd, lothrecht empor steigt. Die Endknospe der verticalen Sprossen — gleich den äussersten Zweigenden des Epheu überhaupt schwach positiv heliotropisch — ist von der Mauer hinweg gegen den Lichtquell geneigt. Sie hat somit, im Vergleich mit den aufwärts gebogenen Endstücken der horizontalen oder geneigten Sprossen, eine übergekippte Stellung. Dadurch wird die künftig vordere Längshälfte der (in der Knospe längs gefalteten) Blattspreiten nach oben gewendet, und von dieser Lagenänderung an erweiset sie sich in der Ausbildung vor der hinteren gefördert. Sie bleibt es auch dann, wenn der wachsende Spross von oben her tief beschattet wird.

Auf rascherer und stärkerer Verbreiterung des gegen den Zenith gewendeten Randes des jungen Blattes, oberhalb seiner Einfügungsstelle, beruht auch die ungleiche Ausbildung der Längshälften, die von Blatt zu Blatt wechselwendige Rollung der Scheiden und Spreiten der Grasblätter (die bei einfach gefalteten, z. B. denen des Gynerium argenteum, als ein Uebergreifen der oberen Blatthälfte über die untere sich ausdrückt). Alle Sprossen der Gräser sind von der Lothlinie abgelenkt. Die embryonale Achse ist es vermöge der stark gegen den Horizont geneigten Lage des Embryo im reifenden Samen. Eine genaue verticale Aufrichtung dieser Achse findet nicht statt, so lange noch vegetative Blätter angelegt werden, selbst nicht bei hochstängeligen Gräsern, wie z. B. Arundo Donax, Zea Mays, Saccharum officinarum. Die Achsen zweiter und folgender Ordnung sind während der Anlegung und Entwickelung nothwendig gegen den Horizont geneigt. Die Blätter entwickeln sich nach dem Hervortreten über die Fläche des Achsenendes zunächst beiderseits sehr gleichmässig in die Breite, bis die Blattbasis etwa $^3/_4$ des Stängelumfangs umfasst. Dann erst wird die Verbreiterung des einen Blattrands rascher, als die des anderen, und damit wird die Rollung eingeleitet. Der schneller in die Breite wachsende Rand schmiegt sich dem Achsenende oberhalb der Blattinsertion an, und wird von dem langsamer sich verbreiternden weiterhin gedeckt. Wenn die Medianebenen der zweizeiligen Blätter genau die Lothlinie in sich aufnehmen, ist die Rollung einander folgender Blätter nicht regelmässig wechselwendig. Kräfte, welche keine bestimmt vorauszusehende Richtung einhalten — Zufälligkeiten nach gewöhnlichem Sprachgebrauch — bestimmen dann, welcher Blattrand über den anderen greift, und nicht selten sind zwei auf einander folgende Blätter in gleicher Wendung gerollt. Für die reifenden Embryonen mancher Gräser mit hängenden Aehrchen, wie Avena sativa, ist die verticale Stellung der Medianebene des Kotyledon und der auf ihn folgenden Blätter Regel. Auch bei Formen mit aufrechten Früchten, z. B. bei Zea Mays, tritt sie öfters ein. Bei diesen ist es gar nicht selten, dass zwei gleichwendig (in allen beobachteten Fällen rechtswendig) gerollte Blätter einander folgen (Fig. 175, 177). Blätter aber, deren Medianebenen nicht senkrecht stehen, verbreitern nach nahezu vollständiger Umfassung des Stängels den nach oben gewendeten Seitenrand rascher und stärker als den anderen. Jener umwächst das Stängelende, diesem dicht angedrückt, und erreicht vor dem nach unten gekehrten Blattrande die der Mittellinie des Blatts gegenüberliegende Seitenkante des Stängels. Der abwärts gerichtete Rand wächst, bei weiterer Verbreiterung, über den

aufwärts gekehrten hinweg. So kommt es, dass der deckende Rand des Blatts stets von oben her über den gedeckten greift (Fig. 176), und dass die Blätter

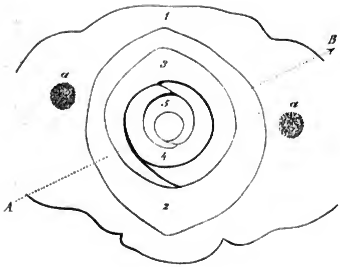


Fig. 175.

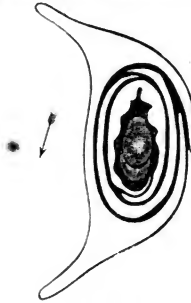


Fig. 176.

aller Grasachsen, die nicht ihre Flächen genau gegen den Zenith und Nadir kehren [1]), streng wechselwendig gerollt sind; und zwar die am von der Spitze her betrachteten Querschnitt des Stängels rechts stehenden rechtswendig, die links stehenden linkswendig. — Die Beschleunigung der Verbreiterung des nach oben gekehrten Seitenrands ist lediglich eine Folge der Einwirkung der Schwerkraft. Nicht allein findet sie bei vollständigem Ausschluss des Lichts ebenso gut statt wie bei Lichteinfluss: die Blätter der schuhtief unter der Erdoberfläche kriechenden wagrechten Sprossen von Triticum repens sind ebenso gut wechselwendig gerollt, als die oberirdischer Achsen; sondern die Rollung der Blätter wird, wenn die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft ersetzt wird, der Richtung dieser Kraft gemäss bestimmt und modificirt. Lässt man Samen von Gräsern in rascher Drehung um eine — vertical oder horizontal stehende — Achse in solcher Aufstellung keimen, dass der Rotationsradius der Fläche des Scutellum parallel oder nahezu parallel ist, so rollen sich die während des Experiments neu gebildeten Blätter mit ihrem dem Rotationscentrum zugekehrten Seitenrande nach

Fig. 175. Querdurchschnitt der Blattknospe eines (rotirend gekeimten) Embryo von Avena sativa. 1 ist der Kotyledon (dessen in der Zeichnung obere Seite dem Scutellum anliegt); *a a* sind seine quer durchschnittenen Gefässbündel; 2—4 sind die 3 auf ihn folgenden, vor der Samenreife gebildeten Blätter. Die Rollung der beiden Blätter 3 und 4 ist rechtswendig. Das Blatt 5 ist erst während der Keimung gebildet. Die Linie *AB* ist der Radius der Rotationsachse, um welche der Keimling sich drehte; *A* ist Innen. Das Blatt 5 ist mit dem gegen *A* gewendeten Rande einwärts (rechtswendig) gerollt, so dass 3 rechtsgerollte Blätter auf einander folgen.

Fig. 176. Querdurchschnitt einer Seitenknospe der Eragrostis poaeformis Lk, welche auf der Seitenkante eines niederliegenden Stängels sich bildete. *f1* das der Mutterachse *a* zugekehrte zweikielige Vorblatt; *f2* und *f3* die beiden ersten Laubblätter. In der Mitte der Figur das zur Inflorescenz sich ausbildende Ende der Seitenachse; rechts an ihr das erste (später verkümmernde) Hochblatt des Blüthenstandes. Der Pfeil giebt die Richtung der Lothlinie an; die Spitze zeigt abwärts.

1) Keine vegetative Achse von Gräsern hält irgend andauernd diese Stellung ein, wie im Folgenden gezeigt werden wird.

Innen, ganz als ob die Richtung nach der Rotationsachse (der Wirkung der Centrifugalkraft entgegen) die Richtung aufwärts (der Wirkung der Schwerkraft entgegen) wäre (Fig. 175, 177). Stellt man die keimenden Samen so auf, dass der Rotationsradius senkrecht auf der Fläche des Scutellum steht, und das Scutellum seine untere, dem Kotyledon anliegende Fläche nach dem Rotationscentrum hin kehrt, so sind die vor Beginn der Keimung gerollten Blätter (von gelegentlichen Ausnahmen abgesehen) mit ihren inneren Rändern nach dem Scutellum hin gewendet; — es ist dies die Richtung, welche während der Reifung der Früchte nach oben ging. Die während des Versuches zur Einrollung gelangten Blätter richten dagegen ihre inneren Ränder gegen das Rotationscentrum hin, dem Zuge der Centrifugalkraft entgegen.

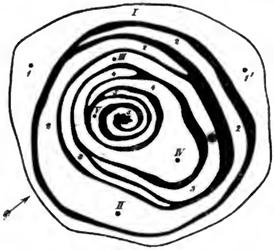


Fig. 177.

Der Rollung der Grasblätter entspricht vollständig diejenige der Stipulae von Trifolium und von anderen zweizeilig beblätterten Papilionaceen.

Diejenigen Pflanzen mit zweigliedrig decussirter Stellung der Blätter, die in jedem dritten Wirtel dieselbe Entstehungsfolge der zwei Glieder desselben einhalten, wie im ersten Wirtel (Fraxinus, Syringa u. s. w.), verdanken dieses Stellungsverhältniss der Förderung des Breitenwachsthums der nach oben gewendeten Ränder der Blattbasen. Das erste Blatt eines jeden Wirtels gegen den Horizont geneigter Sprossen [1]) verbreitert den nach oben gewendeten Rand seines Grundes stärker, als den nach unten gekehrten, bevor noch das zweite Blatt desselben Wirtels auftritt. Dieses zweite Blatt erhebt sich über die Aussenfläche des Achsenendes genau in der Mitte des Bogens zwischen den beiden Seitenrändern des Grundes des ersten Blatts; seine Mediane ist dadurch von vorn herein am Spross etwas nach der Unterseite hin gerückt. Das zweite Blatt verbreitert gleichfalls den oberen Seitenrand seiner Basis stärker, als den unteren. So wird der Raum zwischen den nach oben gewendeten Seitenrändern der zwei Blätter des Wirtels

Fig. 177. Durchschnitt der Blattknospe einer Keimpflanze von Zea Mays, welche um eine verticale Achse bei 15 CM. Radius mit 3 Umdrehungen in der Secunde rotirend, 24 Tage vom Beginn der Keimung vegetirt hatte. Der Pfeil giebt die Richtung des Rotationsradius an, mit der Spitze nach Aussen. Die Blätter sind in der Mediangegend mit römischen, ausserdem der bequemen Uebersicht halber mit arabischen Ziffern bezeichnet. *I* ist der Kotyledon, bei 1 und 1′ sind die beiden Gefässbündel desselben quer durchschnitten. Nach oben lag das Scutellum ihm an. Die Blätter *II* und *III* waren schon vor der Keimung gerollt, beide rechtswendig. Die Rollung von *IV* linkswendig (der einwärts gerollte Rand nach dem Rotationscentrum hin) und die Anlegung des rechtswendig gerollten Blatts *V* sind erst während des Versuchs erfolgt. Die Medianebenen der Blätter *IV* und *V* sind nahezu senkrecht zum Rotationsradius gestellt; Folge einer Torsion des Internodium zwischen den Blättern *III* und *IV*, wovon weiterhin die Rede sein wird.

1) Keine der 4 Längsreihen von Blättern solcher Sprossen ist der genau nach oben oder genau nach unten gerichteten Längskante des Zweiges inserirt; vergleiche weiter unten.

erheblich kleiner, als die Distanz zwischen den Blattbasen gegenüber. Ueber letzterem Raume, an der von den Rändern älterer Blätter fernsten Stelle der Stängelspitze tritt nun das erste Blatt des nächsten Wirtels auf. So steht denn, da die Medianebenen aller vier Blattreihen des Sprosses gegen den Horizont geneigt sind, das erste Blatt jedes Wirtels u n t e n, wie dies auch an völlig entwickelten Zweigen, deren Wirtel nicht genau gleichhohe Einfügung beider Blätter zeigen z. B. von Rhamnus catharticus, deutlich zu sehen ist. Alle vier Blattreihen erscheinen auf dem von der Spitze des Asts her betrachteten Querschnitt der Knospe sanft gehoben: Linien welche durch die Medianpunkte der querdurchschnittenen Blätter gelegt werden, haben eine gegen den Zenith aufsteigende Richtung. Analog geht es bei dreigliedrig decussirter Stellung der Blätter solcher Pflanzen her (S. 501).

Bei der zweiten Reihe von Pflanzen mit decussirt zweigliedriger Blattstellung (S. 471): Asclepias, Lonicera, Dianthus, Acer z. B. verbreitert jedes Blatt die in Bezug auf seine Stellung zur Achse nämliche Seite seiner Basis stärker als die andere, z. B. von oben gesehen die linke. Somit ist diese Förderung der Entwickelung auch an geneigten Zweigen ohne allen Bezug auf die Lothlinie. Das ganze Verhältniss kann überhaupt nicht bedingt sein durch eine in irgendwelcher g e r a d l i n i g e n Richtung von Aussen auf den Stängel wirkende Kraft. Jedes erste Blatt eines neuen Wirtels ist in seiner Stellung nur dadurch beeinflusst, dass der stärker verbreiterte Rand der Basis des zweiten Blatts des vorausgehenden Wirtels dem minder verbreiterten Rande des ersten Blattes desselben Wirtels näher gerückt ist, als die Entfernung zwischen den beiden anderen Rändern derselben Blätter beträgt. Ueber jener weiteren Lücke entsteht das erste Blatt des nächstfolgenden Wirtels. Dabei ist das zweite Blatt jedes Wirtels von der Opposition zum ersten etwas nach der minder verbreiterten Seite der Basis dieses ersten Blattes hin abgelenkt. Demgemäss ist jede der 4 Längsreihen von Blättern gegen die Stängelachse schwach tangentalschief geneigt; alle vier bilden rechtswendige oder linkswendige steile Schraubenlinien [1]). Wenn die Blätter eines Wirtels in der Knospenlage sich decken, so greift der geförderte Rand jedes Blattes über den nicht geförderten des anderen Blattes über.

An gegen den Horizont geneigten Zweigen ist die Richtung in der Knospenlage der Länge nach zusammengefalteter Blätter, bei aller Mannichfaltigkeit im Einzelnen, im Allgemeinen der Art, dass die Mittelrippen nach unten, die Seitenränder aufwärts gerichtet sind; die aneinander gelegten Flächen des Blatts sind dessen künftige Oberseite. Dies gilt für Blätter, welche verschiedenartigste Stellungsverhältnisse einhalten: für die zweizeiligen von Ulmus, Planera, Alnus, Castanea, Begonia ebenso gut als für die dreizeiligen von Alnus, die fünfzeiligen von Quercus. An dem Querschnitte einer Blattknospe solcher Pflanzen kann aus der Richtung der gefalteten Blattspreiten die Stellung der Knospe zur Ebene des Horizonts mit Sicherheit erkannt werden. Die Lamina entwickelt sich in allen derartigen, überaus zahlreichen Fällen aus der ursprünglich schmalen, zur Mittelrippe werdenden oberen Endigung der Blattanlage nach o b e n hin. — Die wenigen Pflanzen, welche an Blättern von der Verticale abgelenkter Zweige eine nach dem Blattrücken hin sich krümmende Lamina, also in der Richtung nach unten entwickeln, sind zu dieser ungewöhnlichen Entwickelungsrichtung durch die Lage

---

1) Bei den an der Oberfläche des Wassers sich entwickelnden, ihre Stängelglieder nur wenig streckenden Sprossenden von Callitriche sind diese Schraubenlinien sehr wenig steil, die Blattpaare sehr stark gegen einander gleichsinnig verschoben, so dass aus der decussirten Blattstellung eine Art von Blattrosette wird.

der Knospentheile genöthigt. Platanus occidentalis entwickelt seine Blattspreiten zu Anfang flach, in einer Ebene, welche zu einer durch die Längsachse der Knospe gelegten Verticalebene einen nach oben offenen spitzen Winkel bildet. Dabei findet eine sehr deutliche Förderung des Breitenwachsthums der aufwärts gerichteten Hälfte der Lamina statt. Jedes Blatt ist aber zwischen die, vor den Blattvorderflächen stehenden Stipulenpaare der beiden nächst älteren Blätter eng eingeschlossen. Die sich verbreiternden Ränder der Lamina stossen bald oben und unten an; gehindert in diesen Richtungen und nach vorn weiter zu wachsen, müssen sie nach hinten sich umkrümmen (Fig. 178).

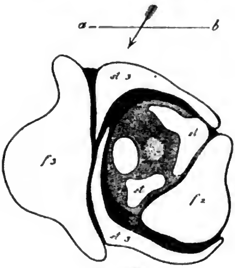


Fig. 178.

Die Seitenblättchen sehr vieler zusammengesetzter, gefiederter und gefingerter Blätter zeigen deutlich ein Ueberwiegen des Umfanges der hinteren Spreitenhälfte über den der vorderen. Ist an solchen Blättern ein Endblättchen vorhanden, so sind dessen beide Längshälften gleichmässig ausgebildet. Beispiele: Pavia macrostachya, Aesculus Hippocastanum, Ptelea trifoliata, Staphylea trifoliata, Rosa pomifera und gallica, Sorbus Aucuparia, Rubus Idaeus und fruticosus, Pterocarya caucasica, Robinia viscosa, Cytisus Laburnum, Gleditschia horrida, Sophora japonica, Vitex agnus castus. Die Lagenverhältnisse der meisten solcher Blätter zur Ebene des Horizonts sind von der mannichfachsten Art, so lange dieselben in den Knospen eingeschlossen sind. Die Faltung und Richtung der Blättchen in der Knospe ist bei den verschiedenen Formen sehr verschiedenartig. Je nachdem die betreffenden Knospen als laterale an seitlichen, oder an oberen, oder an unteren Kanten der Zweige stehen, wird das Verhältniss der Blättchenhälften zur Lothlinie modificirt oder umgekehrt. So scheint es, als ob auf diese ungleiche Ausbildung der Blättchenhälften eine in Richtung der Verticale wirkende Kraft keinen Einfluss haben könnte. Eine genauere Untersuchung zeigt aber, dass in allen beobachteten Fällen in der geschlossenen Knospe ein Unterschied der Grösse der Blättchenhälften nicht besteht; sie zeigen keine merklichen, oder doch keine irgend constanten Differenzen der Breite dieser Hälften (constatirt bei Vitex, Staphylea, Rosa, Robinia, Pterocarya — bei letzterer, die keine geschlossenen Knospen hat, während der Winterruhe der nackten Blätter). Die Entfaltung der meisten zusammengesetzten Blätter, ihre Befreiung von den Knospenhüllen, erfolgt relativ frühe, lange vor Beendigung der Zellvermehrung. So ist es auch bei allen den Vorgenannten. Die Differenz des Wachsthums der Blättchenhälften tritt erst während der Entfaltung der Knospen ein. Während dieser sind aber die späterhin hinteren Blättchenhälften stets die oberen, mit ihren Rändern gegen den Zenith gekehrten.

Fig. 178. Mittelregion einer dicht über dem Achsenende quer durchschnittenen Blattknospe der Platanus occidentalis. Links am Achsenende das jüngste Blatt, ein ovaler Höcker noch ohne Stipulae. *f2* zweitjüngstes Blatt; *st* die Stipulae desselben. *f3* das drittjüngste Blatt; *st 3* dessen Stipulae.

Eine nicht geringe Zahl von Gewächsen zeigt ein dem bisher erörterten entgegengesetztes Grössenverhältniss der Längshälften seitlich stehender Blätter von der Lothlinie abgelenkter Sprossen. Die der Spitze des Sprosses zugewendete, vordere Hälfte des Blattes ist die grössere z. B. bei Celtis australis und occidentalis, Ulmus effusa, Planera Richardi, Alnus glauca, Platanus occidentalis, Corylus Colurna, Vitis vinifera — bei diesen allen bei zweizeiliger Blattstellung —; bei Calycanthus occidentalis, laevigatus und floridus bei zweigliedrig decussirter Stellung der Blätter; bei Pinus Picea, Taxus baccata, Salisburia adiantifolia, Liquidambar orientale bei schief dreizeiliger Blattstellung. — Eine Reihe dieser Formen bietet in ähnlicher Weise eine Bestätigung dafür, dass der dem Zenith zugewendete Rand des jungen Blattes der im Breitenwachsthum geförderte ist, wie dies bei Hedera Helix (S. 587) der Fall war. Die der Länge nach mit der Vorderfläche zusammen gefalteten (auf späteren Stufen des Knospenzustands auch noch zwischen den Seitenrippen tief gefalteten) Blätter zweizeilig beblätterter Zweige von Ulmus effusa und Alnus glauca liegen in der Knospe so, dass die Einfaltungsebenen mit einer durch die Längsachse des Zweiges gelegten Verticalebene nach o b e n geöffnete spitze Winkel bilden. Die zeitig der unteren in der Entwickelung voraus eilende obere Hälfte der Blattspreite wird bei der Entfaltung der Knospe zur vorderen, indem der Blattstiel eine Viertelsdrehung (an den rechtsstehenden Blättern linksum, und umgekehrt) ausführt (Fig. 179). Aehnlich, aber nur sehr schwach nach aussen geneigt sind die ebenso gefalteten Blätter in den Knospen von Planera Richardi. (Siehe die Fig. 174, S. 586.) Hier ist auch der Grössenunterschied beider Blatthälften nur gering, wiewohl constant. In gleicher Art, und zwar stark nach aussen geneigt sind in frühester Jugend die Blätter in den Knospen von Platanus occidentalis. Der nach oben gewendete Rand der Lamina wächst zwar in der ersten Jugend rascher in die Breite als der untere, aber der geringe in der Knospe gebotene Raum nöthigt die Ränder der Blattspreiten, sich nach hinten umzubiegen. Fortan ist der Rand der unteren Hälfte in der Entwickelung gefördert. Er behält den Vorsprung vor dem anderen; die untere Blatthälfte bildet sich zur grösseren aus, und diese wird bei Entfaltung der Knospe zur vorderen.

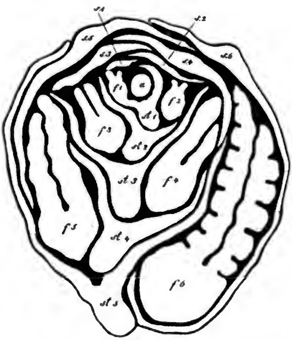


Fig. 179.

Aber wesentlich andere Verhältnisse walten ob beim Breitenwachsthum der flach in der Knospe liegenden Blattspreiten von Celtis australis; der gefalteten Spreiten von Vitis vinifera. Die dem Zenith a b gewendeten Ränder der in der Knospe eingeschlossenen Blätter von Celtis werden hier stärker verbreitert, als

Fig. 179. Querdurchschnitt der Mittelgegend der Endknospe eines Seitenzweigs der Ulmus effusa. *f1*—*f6* sind die quer durchschnittenen Blattspreiten, deren obere Hälften von *f4* an deutlich die grösseren sind; *s* die oberen, *st* die unteren Stipulae.

die aufwärts gekehrten (Fig. 180). Bei Vitis vinifera zeigen zwar die meisten Blätter schwacher Zweige, aber nur die unteren Blätter kräftiger Triebe (Lohden) eine stärkere Ausbildung der vorderen Blatthälfte. Sie hatten in der schräg aufgerichteten Lohdenknospe eine gegen den Horizont geneigte Lage. Die später sich entwickelnden Blätter entstehen an der überhängenden, senkrecht abwärts gerichteten Achsenspitze. Diese Blätter haben gleichgrosse Längshälften der Lamina. Bei Pinus Picea L., P. cephalonica und Taxus baccata liegen die Blätter flach in der Knospe, mit den Vorderflächen der Achse zugewendet. Vermöge ihrer schiefdreizeiligen Stellung haben sie alle denkbaren Lagen zur Lothlinie. Ebenso bei Salisburia adiantifolia, deren Blätter der Anlage nach in der Knospe radial zur Achse eingefaltet sind, später aber durch Ineinanderdrängung (die tieferen pressen ihre Spreiten zwischen die höheren) wenig regelmässig verschoben werden. Die Blätter dieser Coniferen zeigen auf Knospenquerschnitten nicht das Geringste von der ungleichen Ausbildung der vorderen und der hinteren Längshälfte, welche an entfalteten Blättern seitlicher Zweige namentlich dicht über dem Grunde der (auch bei Pinus Picea kurz gestielten) Spreite deutlich hervortritt. Die (übrigens nicht bedeutend) stärkere Verbreiterung der nach der Zweigspitze hin gekehrten Hälfte tritt erst während der Entfaltung der Knospen, während der kammähnlichen Gestaltung der sich entwickelnden Zweige durch Seitwärtsrichtung der Blätter ein. Während dieses Processes ist der sich stärker verbreiternde Rand aller Blätter nach u n t e n gewendet; selbst der Blätter solcher Zweige der Weisstanne und Eibe, die später ziemlich steil aufgerichtet sind. Denn während des Hervortretens aus dem Knospenzustande hängen die jungen, noch schlaffen Sprossen dieser Bäume etwas nach unten, um erst später sich aufzurichten. — Es liegt der Schluss nahe, dass die Substanz der jungen Blattanlagen von Celtis und Vitis und jener Coniferen längere Zeit die plastische Beschaffenheit behält, vermöge deren sie dem Zuge der eigenen Schwere passiv folgt, wie dies, periodisch mit dem Aufwärtsstreben wechselnd, die Substanz im Substrat abwärts sinkender Plasmodien thut, und dass das Blatt in ähnlicher Weise hauptsächlich nach unten hin verbreitert wird, wie die Spitze einer kräftigen Wurzel nach unten wächst: durch eine auf dem Herabsinken der halbweichen Masse beruhende Förderung der Volumenzunahme der unteren Endigung. Diese hier besonders lange andauernde, bei Begonia, bei den Stipulen mancher Laubhölzer auf eine kurze Frist (S. 584) beschränkte Förderung des Breitenwachsthums des unteren Blattrandes wird bei Celtis und Vitis von dem Wachsthum des oberen (nach der Entfaltung hinteren) Blattrandes nicht wieder eingeholt.

Die eben erörterten Verhältnisse bleiben für Pflanzen mit zweizeiliger Blattstellung nur dann an Haupt- und Nebenachsen ungestört die gleichen, wenn die Distichie der Blätter an allen Auszweigungen in der gleichen (planen oder gekrümmten) Fläche liegt, wie dies der Fall ist z. B. bei Lolium, Iris, Gladiolus, Hedera (abgesehen von den fruchttragenden Sprossen, siehe weiter unten), Ampelopsis cordata Michx., Aristolochia Sipho und pubescens. Ganz anders bei der transversalen Distichie, der Kreuzung der Medianebenen zweizeiliger Blätter an Haupt- und Nebenachsen. Dieses Verhältniss ist bei Weitem das häufigere: es findet sich bei der grossen Mehrzahl der Gräser (vom zweiten Blatte der Nebenachse an), bei Liliaceen mit zweizeiligen Blättern, z. B. bei Phormium, und ist fast ausnahmslose Regel für distichophylle, nicht schlingende oder kletternde

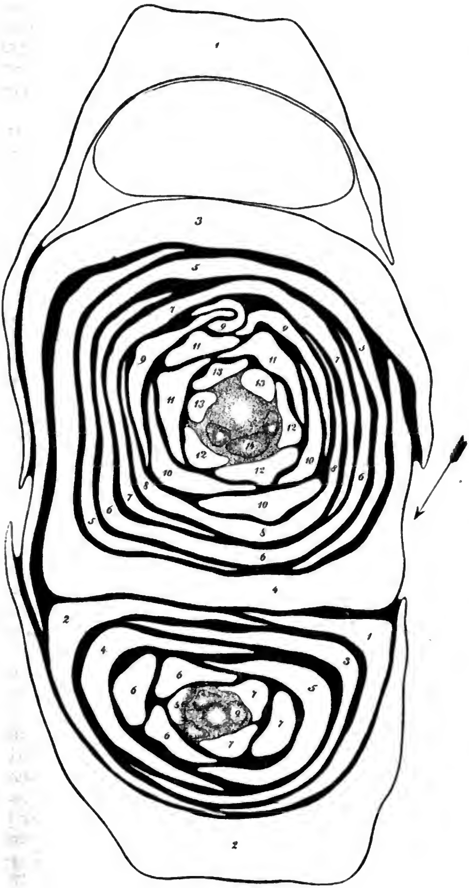


Fig. 180.

Fig. 180. Querdurchschnitt einer Winterknospe der Celtis australis. In den Achseln der Vorblätter 1 und 2 stehen Sprossen höherer Ordnung; von diesen ist nur der untere im Detail gezeichnet, der obere blos im Umriss. Die Zeichnung ist aus 2 Querschnitten componirt; der Scheitel der Hauptachse der Knospe liegt in Wirklichkeit erheblich höher, als der der Nebenachse. Der Pfeil neben der Figur giebt die Richtung der Lothlinie an; die Spitze weiset nach unten. An den Spreiten der Blätter 10, 11 und 12 der Hauptknospe sieht man deutlich die stärkere Verbreiterung der nach unten gewendeten Hälfte.

Dikotyledonen. Die transversale Distichie bedingt, dass die ersten Blätter einer Knospe, welche an einem gegen den Horizont geneigten Zweige in genau seitlicher Insertion sich entwickelt, ihre Medianebenen vertical stellen. Wo irgend diese Art der Insertion eintritt, bleibt sie aber nicht dauernd für die später zur Entwickelung gelangenden Blätter der Knospe erhalten; diese kommen seitlich zu stehen. In dem Hergange dieser Stellungsänderung zeigt sich eine Reihe interessanter Verschiedenheiten.

Der einfachste Fall ist der einer Torsion des ersten einigermaassen in die Länge gestreckten Internodium (oder der zwei ersten solcher Internodien) des Seitenzweiges um ein Viertel eines Kreises. Bei Dikotyledonen ist das sich drehende Internodium gemeinhin das dritte (dasjenige oberhalb der Vorblätter) oder das dritte und vierte. Dieser Fall kommt vor z. B. bei Trifolium medium, Astragalus Cicer, Carmichaelia australis, Polygonum platycladon und bei den Gräsern mit transversal zweizeiligen Blättern. Die Dikotyledonen mit zweizeilig decussirter Blattstellung stellen sehr allgemein die Blätter ihrer lateralen Achsen, deren erstes Blattpaar verticale Stellung der Medianebenen einhält, dadurch seitlich, dass das zweite und dritte gestreckte Internodium jedes eine Sechszehnteldrehung gleichen Sinnes ausführen. So werden die Medianebenen der ferner sich entwickelnden Blattpaare um ungefähr 45° gegen den Horizont geneigt; und die gleiche Neigung kommt den Medianebenen der Blattpaare der Seitenachsen zu, die in den Achseln dieser Paare von Blättern stehen. Der Versuch zeigt, dass die wachsenden Stängel der Gräser, bei Ausschluss der Beleuchtung oder bei allseitig gleichmässiger Beleuchtung, regelmässig eine Drehung ausführen, wenn die zweizeiligen Blätter nicht genau seitlich, wenn die senkrecht durch ihre Medianebenen gelegten Ebenen nicht lothrecht stehen; eine Drehung, welche soweit geht, dass die Medianebenen der Blätter eine horizontale Linie in sich aufnehmen. Diese Drehung ist unabhängig vom Einflusse des Lichts. Sie vollzieht sich auch an unterirdischen, seitlich gestellten Nebenachsen transversal distichophyller Gramineen, z. B. des Gynerium argenteum. Die enge Einpressung der Seitenknospe zwischen Stützblatt und Achse lässt die Drehung nur langsam von Internodium zu Internodium vorschreiten. Ihr Vorhandensein ist aber in der Erscheinung kenntlich, dass die Verbindungslinien der Medianpunkte sämmtlicher Blätter einer quer durchschnittenen Knospe zwei steile gleichsinnige Spirallinien darstellen. Auf den Durchschnitten von Knospen, deren Blattinsertionen von einer durch die Achse gelegten Verticalebene um genau ein Viertheil des Umfangs abstehen, sind jene Verbindungslinien eine gerade, horizontale Linie. Wirkt statt der Schwerkraft die Centrifugalkraft auf einen wachsenden Grasstängel; ist eine Graspflanze im Rotationsapparat so aufgestellt, dass die Medianebenen der Blätter vom Rotationsradius unter einem spitzen Winkel geschnitten werden, so erfolgt eine Drehung, welche die Blätter so richtet, dass ihre Medianebenen eine zum Rotationsradius rechtwinklige, in der Rotationsebene liegende Linie in sich aufnehmen. Diese Torsionen sind demnach nur durch den Einfluss der Schwerkraft bedingt (Vergl. Fig. 181 mit Fig. 182.).

Auch bei den dikotyledonen Laubhölzern ist bei der Gleichrichtung der Blätter der Achsen höherer Ordnung mit denen der geneigten Achsen nächstniederer Ordnung eine Drehung des zweiten, beziehendlich des dritten oder dritten und vierten Internodium der Nebenachsen betheiligt. Dafern aber die Knospe nicht völlig genau der Seitenkante der Achse eingefügt ist, dafern die Medianebenen

ihrer ersten Blätter nicht absolut vertical stehen — und bei dikotyledonen Laubbäumen ist dies, in Folge der Herabdrückung der Knospeninsertion auf die untere

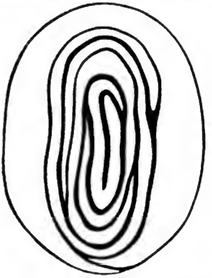


Fig. 181.

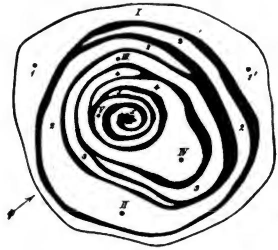


Fig. 182.

Seite des Zweiges (S. 599) niemals der Fall — zeigt sich schon in der Knospe der Seitenachse, vor der Streckung und Drehung ihrer Internodien, vielfach eine Beeinflussung der Blattinsertion durch eine in verticaler Richtung wirkende Kraft. Jedes höhere Blatt der nach unten gewendeten Längsreihe von Blättern steht, in der Scheitelansicht des Querschnitts der Knospe, an einer Stelle, die von der Insertion des nächstunteren Blatts nach einer gegebenen Richtung, in der Fig. 183 z. B. nach rechts hin abweicht; jedes jüngere Blatt der oberen Längsreihe an einem von dem nächstälteren nach der entgegengesetzten Richtung (in der Fig. 183 nach links) seitlich abliegenden Orte.

Besonders beträchtlich ist diese Ablenkung bei den seitlichen Sprossen von Reben (Vitis vinifera, Ampelopsis hederacea). Die schmächtigen Seitensprossen (sogenannten Geizen) geneigt gegen den Horizont wachsender kräftiger Triebe (sogenannter Lohden) stellen ihre ersten fünf Blätter (bei Ampelopsis hed. sämmtlich Niederblätter) mit ihren Medianebenen nahezu vertical. In der Achsel des dritten (nach oben gewendeten) dieser Blätter wird eine rasch und kräftig sich entwickelnde Seitenachse, eine Lohdenknospe angelegt, deren Blätter ihre Medianebenen senkrecht zu denen der Geize stellen. Diese Blätter sind somit den (in Bezug auf die Verticale) seitlichen Kanten der Achse eingefügt, und zeigen auf dem Querschnitt der Knospe ein starkes Ansteigen der Verbindungslinien der Medianen jeder Längsreihe. Auch das 6te bis 8te oder 9te Blatt der Geize sind bei Ampelopsis h. noch als Niederblätter ausgebildet. Ihre Medianen sind aber bereits von der Lothlinie weit abgelenkt; und es steht die Medianebene des 9ten schon beinahe, die des 10ten Blattes (ersten Laubblatts der Geize) völlig den Medianebenen der Blätter der zur Geize axillaren Lohdenknospe parallel. — In der Achsel des vierten Blatts der Geize wird eine schwächliche Seitenknospe angelegt. Durch den Druck

Fig. 181. Durchschnitt der Blattknospe des Embryo eines reifen Samens von Zea Mays.

Fig. 182. Durchschnitt der Blattknospe einer jungen Maispflanze, welche um eine verticale Achse rotirend keimte. Der Pfeil zeigt die Richtung des Rotationsradius an; seine Spitze weiset nach Aussen. Die Blätter *I—IV* sind im reifen Samen bereits angelegt; ihre Medianen fallen sämmtlich in e i n e Ebene (die Medianebene des Samens), wie der Durchschnitt der Blattknospe eines reifen Samens, Fig. 181, zeigt. Während der, rotirend erfolgten, Keimung ist die Medianebene des Blattes *III* nach links, die des Blattes *IV* stärker nach rechts abgelenkt worden. Die Projection der Medianebene der Blätter *IV* und *V* auf die Durchschnittsfläche steht schon senkrecht zum Rotationsradius. — Der Versuch ist sehr oft wiederholt worden; stets mit analogem Erfolge.

der rasch in die Dicke wachsenden Lohdenknospe wird die Geize gegen ihr zweites Vorblatt hin gedrängt, und an der im 4ten Blatt axillaren Knospe vorbei geschoben, so dass diese schief nach aussen, nach dem Stützblatt der Geize hin gerückt erscheint. Die Medianebenen ihrer ersten Blätter werden dadurch gegen die der Geize stark geneigt (Fig. 183), in extremen Fällen selbst dieser parallel. Entwickelt diese Knospe sich weiter, so werden auch ihre späteren Blätter, gleich denen der Geize, mehr und mehr von der Einfügung in eine Verticalebene abgelenkt, und endlich genau seitlich gestellt.

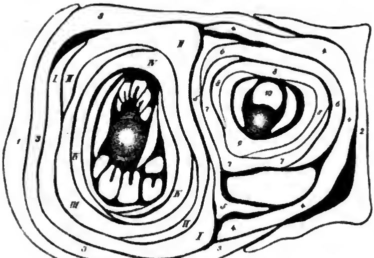


Fig. 183.

Die Richtung dieser Ablenkungen geht aufwärts; die Einfügungsstelle jedes jüngeren Blatts erscheint über die des nächst älteren Blatts derselben Längsreihe gehoben. So wird die Einfügung der später entwickelten Blätter auch an solchen Sprossen, an denen die ersten Blätter nahezu genau der oberen und unteren Kante inserirt waren, mehr und mehr seitlich, ohne dass eine Torsion der Achse statt hat. Die in solcher Weise zu Stande kommende seitlich zweizeilige Blattstellung zeigt selbstverständlich keine genaue Opposition, keinen der Stängelachse parallelen Verlauf der Zeilen, vielmehr sind diese (in der Knospe) etwas tangentalschief, auf den Stängelumfang bezogen in entgegengesetzter Richtung (beide nach aufwärts) geneigt. Sie stellen sich auf dem Querschnitt der Knospe als zwei nach oben convergirende Linien dar, abgesehen von gelegentlichen, auf die Pressung durch umhüllende Blattgebilde beruhenden Verschiebungen der in Blattbildung begriffenen Achsen, wie sie z. B. die untere der Knospen der Fig. 179, S. 595 zeigt. Diese ersten 6 Blätter wurden angelegt während die Hauptknospe, welche die Mitte der Figur einnimmt, rasch in die Dicke wuchs, und dadurch den noch blattlosen oberen Theil der Seitenachse nach Bildung jedes Blatts immer weiter von sich hinweg drückte. So kommt es, dass jederseits drei Blätter nicht eine aufsteigende, sondern eine absteigende Reihe bilden.

In noch gesteigertem Maasse kommt die Anordnung der Blätter in Reihen,

Fig. 183. Querdurchschnitt einer zur Ueberwinterung bestimmten Seitenknospe der Ampelopsis hederacea, Anfang Octobers gefertigt. Die rechte untere Ecke der Figur war gegen den Erdboden gerichtet. 1 und 2 sind die beiden ersten, rechts und links vom Stützblatt stehenden, spreitenlosen Blätter der Seitenachse (der sogenannten Geize); 3 deren 3tes gleichfalls spreitenloses Blatt. In der Achsel desselben steht eine Nebenachse, die sogen. Lohde, die viel kräftiger sich entwickelt als die Geize. *I—IV* sind deren 4 erste, spreitenlose Blätter; die beiden jüngsten quer durchschnittenen Blätter, deren Stipulae und Blättchen der Lamina getrennt erscheinen, sind nicht beziffert. 4—10 sind die übrigen Blätter der Geize; oberhalb des Blatts 4 hat dieselbe noch eine zweite, weit aus der Medianebene von 4 heraus gerückte Seitenachse gebildet. — Die Zeichnung ist aus zwei consecutiven Querschnitten der nämlichen Knospe componirt, ein Verfahren, das deshalb nöthig war, weil der Scheitel der Knospenachse der Geize höher liegt, als der der Lohde. Während die Medianebenen der Blätter 1—5 nur etwa 20° von der der Medianebene der Verticalen divergiren, ist der Winkel zwischen Blatt 6 und der Lothlinie schon ca. 50°, der zwischen der des Bl. 7 und dieser 75°; bei Bl. 8 82°, bei Bl. 9 u. 10 90°.

welche auf dem Querschnitt der Knospe aufwärts ansteigen, denjenigen Achsen derselben Pflanzen zu, deren erste Blätter schon dem gegen den Horizont geneigten Zweige genau seitlich inserirt sind. Diese Hebung der beiden Blattzeilen ist sehr beträchtlich z. B. bei Castanea, Fagus, und ganz eminent bei Alnus und Ulmus (vergl. die Abbild. S. 593, 609). Diese und ähnliche Formen geben an jedem gelungenen, das Achsenende und die jüngsten Blätter blosslegenden Querschnitte Aufschluss über den Hergang der Hebung. Jedes Blatt wird genau an der Seitenkante des gegen den Horizont geneigten Sprosses angelegt, dem nächstjüngsten Blatte gerade oder ziemlich gerade gegenüber. Weiterhin aber verdickt sich die Achse ganz vorwiegend in ihrer oberen, aufwärts von der Mediane der Blattinsertion gelegenen Hälfte. Dadurch wird die Einfügung der Blätter nach der unteren Stängelhälfte herab gedrückt; in dem Theile des jungen Stängels, in welchem dieser Prozess im Gange ist (in der Knospe) werden sie in zwei nach oben tangentalschiefe Längsreihen geordnet. Tritt die volle Intensität der Steigerung des Dickenwachsthums der oberen Stängelhälfte sehr zeitig nach Anlegung der Blätter ein, so steigen die Blattzeilen auf dem Querschnitt der Knospe sehr steil an; so z. B. bei Ulmus, Alnus (Fig. 178, S. 593); erfolgt jene Steigerung allmälig und langsam, so ist die Steilheit der Zeilen geringer, wie bei Tilia, Castanea, Planera (Fig. 173, S. 586). Im einen wie im anderen Falle aber werden die Blätter von der oberen Fläche des ausgebildeten Zweiges hinweg auf die untere gedrängt, auf welcher sie, nachdem das überwiegende Dickenwachsthum der oberen Stängelhälfte zu Ende ging, zwei der Zweigachse parallele Reihen bilden, und mit ihren Medianen um einen kleineren Bogen der Stängelperipherie, als die Hälfte derselben, von einander entfernt sind. Diese relative Annäherung der Blattreihen auf der unteren Zweigfläche ist oft sehr beträchtlich; bei Platanus occidentalis z. B. sind hier die Blattmedianen um kaum $^1/_4$ des Zweigumfanges von einander entfernt. — Die Förderung der Massenzunahme der oberen Längshälften solcher Sprossen macht den Umriss dieser Hälften auf verticalen Längsdurchschnitten bauchig vorspringen; die obere Kante des Stängelendes ist stärker gewölbt als die untere. So bei Celtis, Ulmus, Platanus u. A. — Die geneigt oder horizontal wachsenden Stängel von Gräsern und Trifolien zeigen keine Andeutung einer Bevorzugung des Dickenwachsthums der dem Zenith zugewendeten Stängellängshälfte. Die Medianebenen aller Blätter fallen zusammen; ein Verhältniss, welches an Querdurchschnitten der sehr vielblättrigen Laubknospen des Gynerium argenteum besonders deutlich ist. Während die Blätter der Gräser, die Stipulen der Trifolien in ihrem Wachsthum von der Schwerkraft sehr bedeutend beeinflusst werden, wird die Verdickung der Stängelglieder ihrer Knospen durch jene Kraft nicht afficirt.

Eine Steigerung der Verdickung der oberen Stängelhälfte tritt auch an von der Lothlinie abgelenkten Achsen mit schräg dreizeiliger Blattstellung ein; hier aber erst während des Heraustretens derselben aus dem Knospenzustande, im Beginne der Streckung der Internodien. — Laurus Benzoïn z. B. ordnet ihre Blätter nach einer Divergenz $< {}^2/_5 > {}^3/_8$. Auf Querdurchschnitten der Gipfelknospen stark geneigter Zweige stehen die Blätter unter genau gleichen Divergenzwinkeln. Während der Entfaltung der Knospe aber verdickt sich die obere Hälfte ihrer Achse so vorzugsweise, dass die Blätter auf den ersten Blick zweizeilig angeordnet scheinen. Ein breiter, dem Zenith zugewendeter Streif des Stängels

ist blattlos; die Blattinsertionen sind sämmtlich nach der Unterseite des Stängels gerückt, mit einziger Ausnahme der wenigen, welche zufällig genau in den Durchschnitt einer durch die Stängelachse gelegten Verticalebene mit der oberen Fläche des Zweiges fallen. Dieser Fall ist ein extremer. Aber ähnlich verhalten sich die, in ihrer Richtung dem Parallelismus mit der Ebene des Horizonts sich nähernden Zweige der meisten Laubbäume mit zerstreuter Blattstellung. Der blattlose Streifen der Oberseite des Zweiges ist nur minder breit. So z. B. bei $^2/_5$ Div. der Blätter bei Gleditschia triacantha, Pyrus, Cydonia, Quercus, Spiraea acutifolia Willd., bei $^3/_8$ Div. bei Spiraea opulifolia, Reevesiana. Auch an gegen den Horizont geneigten Zweigen mit zweigliedrig decussirter Blattstellung, deren Blattpaare (wie dies Regel ist) in gegen die Lothlinie geneigten Ebenen inserirt sind, ist die Distanz der Blattmedianen auf der Oberseite des Zweiges grösser, als auf der unteren. Ich bestimmte die Breite dieser Distanz auf der Unterseite des Zweiges z. B. bei Deutzia scabra zu $^5/_6$, bei Philadelphus Gordonianus Lindl. zu $^4/_5$ von der Distanz derselben Blätter auf der Oberseite.

Durch dieselbe stärkere Verdickung der nach oben gewendeten Längshälfte der Achse wird die Stellung blattachselständiger Seitenknospen gegen den Horizont geneigter Zweige vieler Bäume, ferner der zweizeilig beblätterten Aristolochien u. A. über die Mediane des Stützblatts hinauf gerückt. Die ganz jungen Anlagen der Seitenachsen werden von der Medianebene des Stützblatts genau halbirt. Während der weiteren Ausbildung der Knospe verdickt diese aber so vorzugsweise die gegen den Zenith gekehrte Längshälfte ihrer Achse, dass zur Zeit des Blätterfalls an allen seitlich gewendeten Blattnarben die axillare Knospe nur mit der kleineren Hälfte ihres Querdurchmessers unterhalb der Mediane des Stützblatts, mit der weitaus grösseren Hälfte desselben oberhalb dieser Mediane steht. Besonders deutlich ist dieses Verhältniss bei Juglandeen; aber auch bei Quercus, Prunus u. v. A. tritt es hervor [1]).

Diese Steigerung des Dickenwachsthums der oberen Längshälfte solcher Zweige unserer Laubbäume, welche von der Lothlinie divergirend wachsen, ist eine Folge der Einwirkung der Schwerkraft. Wird die Schwerkraft durch die Centrifugalkraft ersetzt, so tritt dieselbe Steigerung in der dem Rotationscentrum zugekehrten Hälfte derjenigen Sprossen ein, welche in Richtungen sich entwickeln, die von dem Rotationsradius divergiren. Ich liess eben keimende Samen von Castanea vesca und Corylus avellana 4 — 6 Wochen lang in der Weise wachsen, dass sie unausgesetzt um eine verticale Achse 4mal in der Secunde mit einem Radius von 20 CM. sich drehten. Die keimenden Pflanzen empfingen nur von der Seite wagrechte Lichtstrahlen, so dass die Beleuchtung allseitig gleichmässig war. Die Hauptachsen richteten sich nach dem Rotationscentrum, in Winkeln von 10—15° aus der Ebene des Horizonts ansteigend. Alle während des Versuchs erst entstandenen, blattachselständigen Knospen zeigten auf dem Querschnitte die Anordnung der zweizeilig gestellten 6 — 8 Blattanlagen in schräge Reihen, welche gegen den Rotationsmittelpunkt convergirten.

Horizontal oder nahezu horizontal gewachsene, zu Wurzeln modificirte Achsen zeigen ebenfalls eine Förderung des Dickenwachsthums der oberen Längshälfte nahe hinter der Spitze. Noch innerhalb der Wurzelhaube nimmt das Volumen des

1) Diese Erscheinungen sind bereits durch Schimper bemerkt, aber nicht erklärt: üb. Symphyt., p. 96 ff. Vergl. auch Möhl, morph. Unters. üb. die Eiche, p. 12.

Gewebes und die Zahl der Zellenschichten in der oberen Hälfte des bleibenden Theils der Wurzel rascher zu, als in der unteren Hälfte. Diese Erscheinung wurde bei allen darauf untersuchten Pflanzen beobachtet. Der Querschnitt vertical abwärts wachsender Wurzeln ist ein Kreis; derjenige horizontal gewachsener Wurzeln, dicht hinter der Spitze genommen, ist von elliptischem oder eyförmigem Umriss; der grösste Querdurchmesser der Wurzel fällt zusammen mit der Lothlinie. Das Verhältniss dieses verticalen zu dem horizontalen Durchmesser fand ich z. B. bei Bromus laxus = 1,06 bis 1,15 : 1, bei Caladium esculentum = 1,14 : 1, bei Angiopteris evecta = 1,13 bis 1,17 : 1 [1]). Der Umriss des verticalen Längsdurchschnitts solcher Wurzeln ist in der oberen Hälfte stärker gewölbt als in der unteren. Die Wurzelhaube reicht an der oberen Kante des bleibenden Theils der Wurzel minder weit rückwärts, als an der entgegengesetzten (Fig. 184). In diesen Verhältnissen ist es begründet, dass auf einer undurchdringlichen Unterlage horizontal gewachsene Wurzeln durch einen auf ihr Ende geübten Zug aufwärts nur schwer abgelenkt werden können, während ihre Spitzen nach Entfernung jener Unterlage durch die eigene Last abwärts sinken; dass sie in einem Medium, welches dichter ist als sie selbst, z. B. in Quecksilber, häufig horizontal weiter wachsen. Das relativ starre Gewebe der Wurzelhaube setzt einer Kraft, welche auf die Wurzel von der Kante her einwirkt, die minder weit hinauf von der Haube bedeckt ist, einen geringeren Widerstand entgegen, als einer Kraft, welche in der umgekehrten Richtung thätig ist [2]).

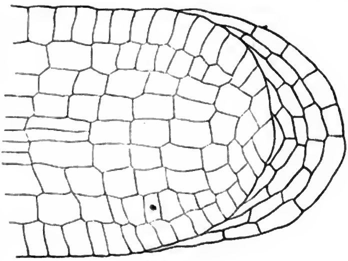


Fig. 184.

Die Förderung des Wachsthums in der Richtung zenithwärts, welche an von der Lothlinie abgelenkten Sprossungen stattfindet, ist eine Anhäufung der organisirten Substanz in der nach oben gewendeten Längshälfte. Diese wird nicht allein umfangreicher, dicker als die untere. Sie enthält auch eine relativ grössere Menge fester Bestandtheile des Pflanzenkörpers, als jene. Die obere Hälfte geneigter oder wagrechter Zweigenden ist dichter, von grösserem specifischen Gewichte als die untere. Jene sinkt in einer Zuckerlösung unter, in welcher diese schwimmt. — Einige Pflanzen zeigen einen merklichen Ueberschuss der Dicke der Zellwände des Rindenparenchyms der oberen Längshälfte derartiger Zweige über die Dicke derer der unteren Längshälfte.

Fig. 184. Verticaler Längsdurchschnitt der wachsenden Spitze der horizontal gewachsenen Wurzel einer Keimpflanze der Pteris aquilina. Die obere Längshälfte zeigt über dem axilen Bündel gestreckter Zellen 4, die untere unter demselben nur 3 Zellenschichten; die Wurzelhaube reicht unten bis zur 9ten, oben nur bis zur 7ten Zelle rückwärts von der Scheitelzelle des Vegetationspunkts.

1) Hofmeister, in bot. Zeit. 1868, p. 277. Daselbst noch andere Beispiele.
2) Derselbe a. a. O. p. p. 279.

Der Nachweis der grösseren Dichtigkeit der oberen Längshälfte gegen die Horizontebene geneigter junger Zweige lässt sich leicht an den wachsenden hakenförmig abwärts gekrümmten Sprossen von Ulmus, Corylus, Platanus, Ampelopsis, Tilia führen. Man spalte die Stelle eines solchen Zweigendes, welche die vordere Hälfte der nach unten concaven Beugung mit horizontaler Chorda bildet, in eine obere und untere Hälfte; entferne etwa ansitzende Blätter, tauche die Präparate einige Secunden in Weingeist, um anhängende Luft zu entfernen, und bringe sie in ein wenigstens 10 CM. tiefes Glasgefäss, das mit einer Zuckerlösung von beiläufig 1,2 spec. Gew. gefüllt ist, und welches man längere Zeit ruhig stehen liess, so dass den Inhalt des Gefässes an dessen Boden eine Schicht grösserer Dichtigkeit bildet, und von da aufwärts allmälig specifisch leichter wird. Die obere Längshälfte des Zweigstücks sinkt stets tiefer ein, als die untere. — Ulmus effusa zeigt auf dünnen Längsschnitten der betreffenden Stelle eine um die Hälfte grössere Dicke der Zellwände des Rindengewebes der oberen Stängelseite, verglichen mit denen der unteren.

Auf dieser Anhäufung organisirter Substanz in der oberen Längshälfte von der Verticale divergirender pflanzlicher Gebilde, deren letzte Streckung noch bevorsteht, beruht in sehr vielen Fällen die so häufig vorkommende Erscheinung, dass bei dem Beginne dieser letzten Streckung eine energische Abwärtskrümmung des betreffenden Pflanzentheils vollzogen wird; eine Krümmung, die weiterhin, in der letzten Phase der definitiven Streckung, sich durch Aufwärtskrümmung wieder ausgleicht. So die hakenförmig gekrümmten Enden wachsender Zweige von Fagus, Castanea, Ulmus, Tilia, Corylus u. v. A. (selbst Quercus, Betula u. a. Laubbäume zeigen derartige Krümmungen abwärts derjenigen Sprossen, welche im Knospenzustand eine stark geneigte Stellung einhielten); — die Blüthenstiele von Forsythia viridissima, die Inflorescenzachsen von Corydalis cava, die Blättchen sich entfaltender Knospen von Aesculus und Pavia (vorzüglich deutlich Pavia macrostachya) u. s. w. — Die in der oberen Längshälfte des Gebildes grössere Menge der zum Flächenwachsthum der Zellwände verwendbaren Substanz bringt eine nach allen Richtungen beträchtlichere Streckung der Membranen zu Wege; auch in Richtung der Länge. Die Verlängerung der oberen Kante hat die Abwärtsbeugung des ganzen Gebildes zur Folge; eine Krümmung die häufig über die Lothlinie hinaus geht.

Mit der normalen Abwärtskrümmung wachsender Wurzelspitzen haben diese Beugungen nichts gemein, als die Richtung abwärts. Sie erfolgen mit activer Kraft; die gebeugte Stelle hat eine, wenn auch nicht sehr beträchtliche, Steifigkeit, selbst Sprödigkeit. Die Beugung lässt sich nicht gewaltsam in die entgegengesetzte überführen. Biegt man ein Blättchen von Pavia macrostachya, ein Zweigende von Ulmus oder Fagus mit dem Finger aufwärts, so schnellt es nach Aufhören des Fingerdrucks in die alte Lage zurück. Der Eintritt der Beugung ist ein plötzlicher, und sie vollzieht sich rasch. Dies ist besonders deutlich an den sich entfaltenden Blättchen von Pavia macrostachya zu sehen. Sie behalten die schräg aufwärts gerichtete Knospenlage bis zur Erlangung einer Länge von mindestens 20 Mm. Dann werden sie, binnen kaum einer Stunde, nach abwärts gebeugt, so dass die jetzt ausgebreitete Blättchenspreite senkrecht steht. In dieser Stellung verharren sie mehrere Tage, bis zur Erreichung etwa eines Viertheils der definitiven Flächenausdehnung.

Für die Richtung dieser Incurvationen ist lediglich die Lage maassgebend, welche das betreffende Gebilde im Knospenzustande zur Lothlinie einhielt; Knospen, denen während der Entfaltung gewaltsam eine andere Lage gegeben wird, als sie zur Zeit der Anlegung hatten, krümmen sich in der Richtung, welche bei der früheren Stellung die Richtung abwärts war. Werden z. B. im zeitigen Frühling geneigt gewachsene Aeste von Corylus oder Forsythia der Art übergebeugt und festgebunden, dass die nach unten gekehrt gewesene Kante gegen den

Zenith gewendet ist, so krümmen sich die austreibenden Knospenachsen sämmtlich aufwärts. Wurde die untere Kante des Asts seitwärts gerichtet, so krümmen sich die austreibenden Sprossen seitwärts.

Die sehr bedeutende hakenförmige Krümmung der Enden austreibender Zweige von Ampelideen, z. B. die der Ampelopsis hederacea, ist nicht allein durch die eben besprochenen Verhältnisse bedingt, sondern auch durch das Hinzutreten eines negativen Heliotropismus; durch Steigerung der Verlängerung der convex gewordenen Längshälfte der gebeugten Strecke des Stängels unter dem Einflusse der Beleuchtung. Bei dem Austreiben der Winterknospe im Frühling sind die Sprossenden nur sehr schwach gebeugt, aber stets nach abwärts; die Incurvation findet nicht anders statt, als in einer durch die Stängelachse gelegten Verticalebene. Weiterhin wird die Incurvation sehr beträchtlich; bisweilen so sehr, dass das umgebogene Endstück des Sprosses schräg aufwärts gerichtet wird Die Krümmung desselben Sprossendes ist variabel. Am stärksten ist sie, wenn die convexe Kante in seitlicher Richtung von den Strahlen der tief stehenden Sonne getroffen wird. Sie verringert sich während der Nacht; bei tagelangem Aufenthalt des wachsenden Sprossendes in völliger Dunkelheit wird sie äusserst gering. Da die grösste Menge von Licht den (stets gegen den Horizont geneigten) Sprossen in der Regel von oben her zugeht, so ist die Einkrümmungsebene gemeinhin lothrecht gestellt. Befindet sich aber ein wachsendes Sprossende unter Verhältnissen, in denen es nur von der Seite her Licht empfängt, so krümmt es sich an der beleuchteten Seite convex. So die Sprossenden, welche nahe an einer verticalen Wand, und dicht unter einem von oben her sie überragenden, beschattenden Dache wachsen. Welches auch die Richtung der eingekrümmten Zweigenden sein mag, so kehrt sie sich binnen 4—10 Tagesstunden in die entgegengesetzte um, wenn gewaltsam, durch Beugung und Anbinden, die Lage des betreffenden Zweiges zur Richtung intensivster Beleuchtung umgekehrt wurde.

An horizontal oder geneigt wachsenden Wurzeln wurden derartige Erscheinungen nirgends in irgend erheblichem Maasse beobachtet. Es findet auch bei ihnen eine Förderung der Volumenzunahme der oberen Längshälfte statt (S. 601). Aber sie ist in der Regel ohne bemerkbaren Einfluss auf die Richtung der Wurzel; das Längenwachsthum der oberen Kante ist während der letzten Streckung nicht beträchtlicher als das der unteren. Dies hat ohne Zweifel seinen Grund in der Rapidität des Längenwachsthums der Wurzeln. Der Vegetationspunkt rückt so rasch vorwärts, die letzte Streckung der Zellmembranen tritt so frühe ein, dass der Querabschnitt der Wurzel, welcher in dem, der Anhäufung der Substanz in der oberen Längshälfte günstigen Entwickelungszustand sich befindet, zu kurze Zeit auf dieser Stufe des Wachsthums verweilt, als dass für gewöhnlich eine beträchtliche Verdickung der Zellenwände, eine erhebliche Concentrirung des Protoplasma des Zelleninhalts der oberen Längshälfte stattfinden könnte. In den seltenen Ausnahmefällen des Hervortretens activer Abwärtskrümmungen an wachsenden Wurzelspitzen aber sind ohne Zweifel derartige Vorgänge eingetreten.

In der Bildung mancher einseitswendigen Blüthenstände tritt das Ueberwiegen der Verdickung der nach oben gewendeten Längshälfte der Inflorescenzachse höchst auffällig hervor. Vicia Cracca und verwandte Formen (ich untersuchte Vicia atropurpurea Desf.) ordnen die Blüthen ihrer Inflorescenzen nach kleinen Divergenzen, ähnlich wie die meisten Papilionaceen. Während der Anlegung schon der ersten Blüthen verdickt die Inflorescenzachse ihre nach oben (der aufrechten vegetativen Hauptachse zu) gekehrte Längshälfte ganz vorwiegend, die angelegten Blüthen sämmtlich auf die untere Seite rückend, auf welcher Seite allein fortan noch weitere Blüthen angelegt werden. Die Blüthen stehen, sämmtlich dem Stützblatt der Inflorescenz zugewendet, zuerst aufrecht; bei weiterer

Entwickelung nickend. In allen wesentlichen Stücken gleich — die stärker verdickte oder sehr verbreiterte Längshälfte des Zweiges ist die nach oben gekehrte — verhält sich die excessive Verbreiterung der einen, dem Zenith zugewendeten, Längshälfte der Inflorescenzachsen vorletzter und vorvorletzter Ordnung der Gräser mit einseitswendigen Aehrchen, wie Dactylis, Digitaria, Paspalum [1]).

Bei den meisten Laubhölzern wächst auch das Holz an der nach oben gewendeten Seite seitlicher Zweige stärker in die Dicke, als an der unteren. Das Wachsthum, die Thätigkeit des holzbildenden Cambium sind in der Richtung aufwärts gefördert. Das Mark solcher Zweige hat eine excentrische, nach unten gerückte Lage. Beispiele: Viscum album, Mespilus germanica [2]).

Die nicht lothrecht gerichteten Achsen einer Anzahl von Pflanzen werden in ihrem Dickenwachsthume durch die Schwerkraft in genau umgekehrter Weise beeinflusst. Die dem Erdmittelpunkt zugewendete Längshälfte ihrer geneigt oder horizontal wachsenden Achsen verdickt sich überwiegend. Es besteht somit zwischen verschiedenen Pflanzenformen in Bezug auf die Förderung der Stammverdickung durch eine in Richtung der Lothlinie wirkende Kraft ein ähnlicher Gegensatz, wie in Bezug auf die Förderung des Breitenwachsthum der Blätter (S. 586).

Die zweizeilig beblätterten, kriechenden Stämme von Polypodiaceen verdicken ihre unteren, dem Boden aufliegenden Längshälften weit stärker, als die nach Oben gewendeten. Neu entstehende Blätter erheben sich am Stammende genau seitlich, in der Durchschnittslinie einer durch die Stammachse gelegten Horizontalebene mit der Stammperipherie. Diese Stellung halten sie während der Weiterentwickelung des Stammes längere oder kürzere Zeit ein; bei Pteris aquilina nur für eine sehr kurze Frist; länger bei Polypodium vulgare; bei Polypodium aureum stehen die jungen Blätter oft noch in 4—5 Mm. Entfernung von dem Achsenende streng seitlich; hier wird ein Durchmesser des Stammes von 8—9 Mm. durch allseitig gleichmässiges Dickenwachsthum desselben erreicht. Von da ab aber (bisweilen auch schon früher) erfolgt das fernere Dickenwachsthum fast nur noch in der unteren Hälfte des horizontalen Stammes. Die beiden Längsreihen von Blättern werden auf dessen obere Seite gerückt, so dass sie bei Polypodium aureum oben nur um $^1/_4$, unten um $^3/_4$ des Stammumfangs von einander entfernt sind. — Die Steigerung des Dickenwachsthums beginnt ungefähr am oberen Ende der (kreisrunden) Insertionsstelle der Blätter, und nimmt innerhalb des von der Blatteinfügung eingenommenen Längsstreifens des Stammes nach unten hin an Intensität rasch zu, der Art, dass die konische Blattanlage um eine volle Viertelswendung gedreht wird. An den sehr jungen, nur wenig über die Stammoberfläche erhabenen, gar nicht von vorn nach hinten abgeflachten Blattanlagen wird diese Drehung nur in der Richtung der einzigen Scheitelzelle kenntlich. Diese keilähnlich zweiflächig zugeschärfte Zelle steht mit ihrem grössten Durchmesser einer durch die Stammachse gelegten Verticalebene parallel bei Pteris aquilina, zu dieser Ebene senkrecht bei den Polypodien. Während der Steigerung der Verdickung der unteren Stammhälfte ändert sie, hier wie dort, ihre Richtung um 90° [3]). Die erste Anlegung der Abflachung des Blattstiels unter der künftigen Vorderfläche der

1) Näheres hierüber im 3ten Bande dieses Buchs.

2) Epinastische Zweige von C. Schimper genannt, Amtl. Bericht Naturforscherversammlung in Göttingen 1854, p. 87.

3) Man vergl. die Fig. 2b u. 3, Taf. IV, und Fig. 2, Taf. IX, in Abh. Sächs. G. d. W., Bd. 5.

Blattspreite, und die Anlegung der Lamina treten erst nach Vollendung der Umlenkung ein. Die Bildung der Abflachung und der Spreite sind beide nach der Stammspitze orientirt; die Vorderfläche der Lamina ist dieser Spitze zugekehrt. — Die stärkere Verdickung der unteren Stammhälfte giebt sich auf dem in Richtung der Lothlinie geführten Längsdurchschnitt des Stammes durch stärkere Wölbung der unteren Böschung des Achsenrandes zu erkennen, die immer merklich, bei Pteris aquilina oft bis zu einer, dem Vorstehen einer Unterlippe ähnlichen Vorschiebung gesteigert ist [1]. Dass das ganze Verhältniss vom Einflusse des Lichtes unabhängig ist, ergiebt sich aus seinem Vorkommen an den fusstief unter der Erdoberfläche kriechenden alten Stämmen von Pteris aquilina. — Das Gewebe der sich vorzugsweise verdickenden Hälfte der Achsenspitze zeigt keine Spur von Spannung, insbesondere auch nicht in seiner Epidermis, während die Epidermis gleichweit vom Scheitel der Achse entfernter Stellen der oberen Stammhälfte von Polyp. aureum gespannt ist, und nach Ablösung mit der Aussenfläche concav sich einrollt. Die Masse der unteren Stängelhälfte ist, soweit sie in gesteigerter Verdickung begriffen ist, von plastischer Beschaffenheit. Sie modelt ihre Form genau nach kleinen Unebenheiten der Unterlage; ein Verhältniss, welches dann besonders deutlich wird, wenn ein Sprossende von Polypodium aureum oder vulgare über einen anderen Spross desselben Farrnkrauts hinwegwächst. Alles dies rechtfertigt den Schluss, dass die weiche Substanz des wachsenden Stammendes, dem Zuge der Schwerkraft passiv folgend, in der unteren Stammhälfte deshalb vorzugsweise sich anhäuft, weil die Epidermis dieser Hälfte weit dehnbarer ist, als die der oberen. Die Zellmembranen des inneren Gewebes dehnen sich unter dem Drucke des Zelleninhalts vorwiegend abwärts, und da diese Senkung auf das Hinderniss der festen Unterlage stösst, auch seitwärts. Auf die Verringerung der Dehnbarkeit der Epidermis der Oberseite hat bei den Polypodien mit oberirdischen Stämmen die Beleuchtung derselben durch das Tageslicht ohne Zweifel einigen Einfluss. Sie allein kann aber nicht die Ursache der Erscheinung sein, denn — wie schon bemerkt — die Stämme von Pteris aquilina wachsen in völliger Dunkelheit.

Die gegen den Horizont geneigten Aeste von Coniferen mit zerstreuten, kammzähneartig gerichteten Blättern zeigen deutlich ein ähnliches Verhältniss. Bei Pinus Picea L., Taxus baccata und Aehnlichen sind die seitlichen Interstitien zwischen den Blättern sowie die Insertionen der Blattbasen auf der nach Oben gewendeten Seite der ausgebildeten seitlichen Achsen merklich schmäler, als auf der Unterseite; auch an Zweigen, welche von oben her tief beschattet sind. Knospenquerschnitte zeigen keine derartige Differenz. Sie beruht sonach auf einem stärkeren Dickenwachsthum der unteren Zweighälfte, welches erst während des Hervortretens des Sprosses aus dem Knospenzustande sich einstellt. — Auch bei Pinus Abies L., P. silvestris und Laricio sind ähnliche, wiewohl geringere Unterschiede durch genaue Messung nachweisbar. Die Steigerung des Dickenwachsthums der unteren Längshälfte der seitlichen Zweige der Abietineen und Cupressineen dauert an während der durch die Thätigkeit des holzbildenden Cambium erfolgenden Zunahme der Masse. Das Mark dieser Zweige erhält eine excentrische, nach oben gerückte Lage [2].

1) Abh. Sächs. G. d. W. 5, Taf. 3. Fig. 7b.

2) Sie sind, nach C. Schimper's Bezeichnung hyponastisch: Amtl. Bericht d. Naturforscherversamml. in Göttingen 1854, p. 87.

Die seitlichen Zweige verticaler Achsen nicht weniger Pflanzen sind durch die Einwirkung in Richtung der Lothlinie thätiger Kräfte in ihrem ganzen Wesen der Art geändert, dsss ihre Gestalt, oder die Form und die Anordnung der von ihnen hervorgebrachten Zweige und Blätter noch weiter von denen der verticalen Achsen abweichen, als in den bisher erörterten Fällen.

Formen und sonstige Eigenschaften der Blätter sind an verticalen und an geneigten Achsen oft sehr different, auch wenn an beiderlei Achsen die nämliche oder doch ähnliche Blattstellung eingehalten wird. Dieses Verhältniss hat eine weite Verbreitung unter den Coniferen.

Nur die schwächeren, von den Jahrestrieben in offenen Winkeln abstehenden Seitensprossen der (mehr als ein Jahr alten) Kiefern entwickeln sich zu kurzen, einen terminalen Wirtel von (nach specifischen Unterschieden 2—5) Laubblättern tragenden, gestauchten Zweiglein, während die Gipfelknospen der Jahrestriebe, und die dicht neben ihnen stehenden, steil aufgerichteten Seitentriebe, ungleich kräftiger sich entwickelnd, ebenso wie die Hauptachse des Baumes nur schuppenartige, chlorophylllose Blätter hervorbringen. (Die Enden aller Achsen auch der ältesten Kiefern sind während des Austreibens im Frühlinge, und bis nach Anlegung der chlorophylllosen des zur Entfaltung im nächsten Jahre bestimmten Triebes, vermöge höchst energischer geocentrischer Krümmung des unteren Theils des Triebes aufgerichtet, die Richtung der Endknospen der Verticalen sehr genähert; wenn auch ältere Theile seitlicher Achsen, durch die Last der jüngeren abwärts gebogen und in dieser Stellung durch Verdickung des Holzkörpers starr geworden, nahezu wagrechte oder selbst absteigende Richtung erhalten). Wird eine junge Kiefer des Wipfels beraubt, so entwickelt sich unter Umständen einer der kurzen, grüne Blätter tragenden Seitenzweige zu einem neuen Gipfeltrieb; — die Bildung schuppenförmiger Blätter tritt an ihm, gleichzeitig mit plötzlicher Steigerung des Dickenwachsthums, aber erst nach erfolgter Aufwärtskrümmung und Annehmen senkrechter Stellung ein. Pinus Picea L. und Taxus baccata tragen an den verticalen Sprossen straff aufgerichtete Blätter, deren beide Längshälften sich völlig ähnlich, und deren Vorderflächen stets der tragenden Achse zugewendet sind, auch bei dauernd einseitiger Beschattung der Pflanze (z. B. bei deren Stande dicht an einem Felsen oder einer Mauer). Nur die, in der nach der Zweigspitze (und nach unten) gewendeten Längshälfte stärker ausgebildeten (S. 594) Blätter der Seitenzweige besitzen das Vermögen, durch eine Drehung ihrer Basis die Vorderfläche gegen den Zenith zu wenden, sich den Zähnen eines Kammes ähnlich zu stellen. — Die Keimpflanzen von Thuja und Biota entwickeln in der ersten Vegetationsperiode Blätter, welche bei Biota orientalis zwar gleich denen der späteren Auszweigungen zweigliedrig decussirt stehen (4gliedrige Wirtel, aus 2 genäherten, gekreuzten 2gliedrigen zusammengesetzt bilden), die aber durch flache, lineare Form, beträchtliche Länge, und durch die Wendung aller Vorderflächen gegen den Zenith von jenen sich weit unterscheiden. Die in den Achseln dieser Blätter stehenden Seitenzweige haben bereits Blätter von der Form und Anordnung derjenigen der erwachsenen Pflanze: alle sind kurz, dem Stängel dicht angedrückt, die nach Oben und Unten stehenden flach, die seitlichen in der Mediane scharf zusammen gefaltet. Die Hauptachse behält die eigenartig geformten und gerichteten Blätter so lange, als sie senkrecht aufgerichtet wächst. Weiterhin, meist zu Anfang der zweiten Vegetationsperiode, beginnt das Ende der Hauptachse sich seitlich überzuneigen. Die Blätter, welche sie von diesem Momente an bildet, sind denen der Seitenachsen ähnlich gestaltet und geordnet; — der Uebergang von der einen Blattform zu der anderen wird durch allmälige Uebergänge vermittelt.

An einseitig beleuchteten Individuen von Thuja und Biota verläuft die Entwickelung in derselben Weise. Dies deutet darauf hin, dass nur der Einfluss der Schwerkraft die Wachsthumsrichtungen der gegen den Horizont geneigten Zweige modificire. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht auch folgender Versuch. Ich liess einjährige Sämlinge von Biota orientalis einseitig beleuchtet, wochenlang um eine verticale Achse rasch rotiren. Die Stämm-

chen (welche sich nur mässig einwärts beugten) entwickelten während des Versuchs zwar keine neuen Seitenzweige, sondern starben ab, die jüngeren der vorhandenen Seitenzweige aber stellten die Flächen ihrer platten Blätter zum Rotationsradius senkrecht, in Winkeln von 60° bis 80° mit der Lothlinie. Das Licht traf diese Pflanzen bei ihren Rotationen successiv allseitig; die Stellung der Seitenachsen wurde nur durch die Resultirende aus der Schwer- und der Centrifugalkraft bestimmt, welche mit dem Rotationsradius Winkel von 30° bis 20° bildete.

Die Aenderung der Blattformen der Seitenzweige ist begleitet von einer Beeinflussung der Entwickelungsrichtung der neuen Auszweigungen, der Achsen dritter und folgender Ordnung. An Sprossen 2ter Ordnung junger Sämlinge der Biota orientalis erhebt sich gelegentlich und ausnahmsweise noch ein Spross 3ter Ordnung aus der Achsel eines der nach oben stehenden platten Blätter. Alle später zur Entwickelung kommenden Seitensprossen, auch die des übergeneigten, und von da an mit angedrückten Blättern versehenen Endes der Hauptachse, entspringen ausnahmslos in den Achseln der seitlich stehenden, der Länge nach zusammen gefalteten Blätter, so dass alle Auszweigungen eines Seitenasts in derselben Ebene liegen. — Ganz ähnlich gestaltet sich die Auszweigung der Seitenachsen von Fichten und Tannen auf den späteren Alterszuständen derselben.

Mehrere Cupressineen ändern die an den vertical gerichteten embryonalen Achsen dreigliedrig decussirte Blattstellung an den gegen den Horizont geneigten in eine zweigliedrig decussirte. Diese Modification der Stellung des Blätter ist von einer Aenderung ihrer Gestalt begleitet, welche der bei Biota orientalis eintretenden entspricht.

Die Blätter der embryonalen Achse von Sämlingen der Thuja gigantea Nutt. stehen in dreigliedrigen, alternirenden Wirteln. Sie sind lang, linear, vom Stämmchen in offenen Winkeln abstehend. Solange die erste Achse senkrecht aufwärts wächst, bildet sie Blätter nur solcher Stellung und Form. Die seitlichen Achsen tragen von Anfang an zweigliedrige alternirende Blattwirtel; die seitlich eingefügten Paare von Blättern sind von scharf zusammen gefalteter, die an der oberen und unteren Kante stehenden von platter Form, alle an den Zweig scharf angedrückt. Im zweiten Jahr der Pflanze neigt der Gipfel der Hauptachse sich seitlich über, und von da an ordnen sich die neu entstehenden Blätter derselben ebenfalls in zweigliedrige Decussation; auch nehmen sie die Formen derjenigen der Seitenachsen an. Der Uebergang von dreigliedrigen zu zweigliedrigen Wirteln ist ein plötzlicher; der von der linearen Gestalt der Blätter zur Schuppenform ein allmäliger. An mehr als hundert Sämlingen dieser Thuja sehe ich dies Zusammentreffen der Neigung der Achsen gegen den Horizont und der Aenderung der Blattform und -stellung streng eingehalten. — Samenpflanzen von Cupressus fastigiata verhalten sich ähnlich; nur behält das Ende der Hauptachse die verticale Richtung und die dreigliedrig decussirte Stellung sowie die lineare Gestalt und abstehende Richtung der Blätter bis ins vierte oder fünfte Jahr; auch werden die, stets zweigliedrig decussirten, Blätter der Seitenachsen bisweilen an einer oder der anderen der ersten, lateralen Sprossen in linearer Form und spreizend ausgebildet.

Juniperus phoenicea, J. virginiana, J. Sabina bilden an den Hauptachsen und den Nebenachsen niederer Ordnung, also an den von der Lothlinie am Mindesten abweichenden Zweigen, dreigliedrige alternirende Wirtel von den Stängeln abstehender Blätter aus, während die Zweige höherer Ordnung zweigliedrige alternirende Wirtel an den Stängel angedrückter Blätter bilden. Andre Arten der Gattung, wie Juniperus communis, J. macrocarpa, J. canadensis, J. drupacea bringen an allen Achsen, niedrigster wie höchster Ordnung, nur dreigliedrige Wirtel abstehender Blätter hervor. Juniperus virginiana treibt aus den Zweigen mit angedrückten Blättern häufig auch solche mit spreizend abstehenden, linearen Blättern in decussirten zweigliedrigen Wirteln und zwar sowohl an jungen Individuen, als an alten Bäumen. — Ein männlicher Juniperusbaum im Heidelberger botanischen Garten ist in der Mehrzahl seiner Zweige der Juniperus phoenicea gleich gestaltet; er treibt aber einzelne Zweige, auch solche

letzter Ordnung, deren abstehende, lange, in dreigliedrigen Wirteln stehende Blätter denen der Juniperus Oxycedrus gleichen. Einzelne Zweige sind an der Basis der J. Oxycedrus entsprechend beblättert, gegen die Spitze hin geht die Beblätterung ganz plötzlich in die der J. phoenicea über, und umgekehrt. Die nach Art der J. phoenicea gebildeten Zweige überwiegen jetzt im Verhältniss von etwa 80 : 1. In der Jugend der Pflanze scheint das Verhältniss das umgekehrte gewesen zu sein; ich schliesse dies aus dem Umstande, dass Bischoff vor etwa 15 Jahren den Strauch als Junip. Oxycedrus etikettiren liess. — Ein unter dem Namen Juniperus phoenicea von Booth und Söhnen in Hamburg erhaltener (monöcischer) Strauch in den Pflanzungen bei dem Heidelberger Schlosse entwickelt einzelne Auszweigungen, z. Th. in stark gegen den Horizont geneigter Richtung. die ebenfalls nach Art des J. Oxycedrus beblättert sind. Ganz ebenso verhalten sich vier als J. phoenicea etikettirte Sträuche im Schlossgarten zu Bieberich. Sind solche Wachholdersträuche Bastarde, in einer Handelsgärtnerei, vielleicht der genannten, etwa aus J. phoenicea ♀ und einer Art der Untergattung Oxycedrus ♂ entstanden, die in einzelnen Sprossen dem einen, in anderen dem zweitem der Aeltern vorwiegend ähneln? Oder bringt J. phoenicea bisweilen Sprossen hervor, die gegen die in Richtung der Lothlinie thätigen Kräfte in ähnlicher Weise unempfindlich sind, wie etwa die der J. communis? Ich halte das Erstere für das Wahrscheinlichere, um so mehr, als ich an zahlreichen, wildgewachsenen Herbarienexemplaren der J. phoenicea nur die, der Artendiagnose entsprechende Beblätterung finde.

Bei einer Anzahl dikotyledoner Pflanzen, deren senkrecht aufwärts wachsende Sprossen gerade- oder schrägdreizeilige Blattstellung besitzen, führt die Einwirkung der Schwerkraft dahin, dass an den, gegen den Horizont geneigten Sprossen der verticalen Achsen die Blattstellung zweizeilig wird. Sie zeigt dann in allen Fällen jene Hebung der beiden Blattzeilen, welche bei den zweizeilig beblätterten Laubhölzern überhaupt vorzukommen pflegt (S. 599).

Die Blätter aller aufrechten Achsen, der (embryonalen) Achse erster Ordnung der Sämlinge sowohl, als vertical wachsender sogenannter Stockausschläge oder Wasserschosse der Castanea vesca stehen nach der Divergenz von annähernd $^2/_5$, bei Corylus avellana nach $^1/_3$, und schon die Seitenknospen dieser Achsen zeigen zweizeilig geordnete Blätter (Fig. 185, 186). — Die Blätter der embryonalen Achsen der Sämlinge von Vitis vinifera stehen nach $^2/_5$ oder $^2/_7$, die Seitenknospen dieser im Längenwachsthum begränzten Achse sind zweizeilig beblättert [1]; ebenso ist es bei Ampelopsis hederacea. Uebereinstimmend mit der Castanea vesca stellen Platanus occidentalis, Diospyros Lotus, Magnolia Yulan, Magn. acuminata, Amelanchier vulga-



Fig. 185.

Fig. 185. Querdurchschnitt der (nicht geschlossenen) Endknospe eines senkrecht gewachsenen Stockausschlags von Castanea vesca, Ende Juni etwas oberhalb des Achsenscheitels genommen. Die Blätter stehen nach $^2/_5$.

1) A. Braun, Verjüngung, p. 49.

ris, Aristolochia Clematitis, Commersonia Fraseri, Andromeda spinulosa Pursh., Fothergilla tomentosa, Paliurus aculeatus, Tilia europaea, Phyllanthus cernuus Poir. und juglandifolius Willd.; Celastrus ilicifolius Schrad., Bossiaea alata (die junge Pflanze mit noch stielrunden Zweigen und ausgebildeten Blättern) die Blätter der lothrecht empor wachsenden Achsen nach der Divergenz $^2/_5$; an den von der Verticalen abgelenkten (oder im Knospenzustande abgelenkt gewesenen) Sprossen aber zweizeilig. Bei Aristolochia treten diese Aenderungen auch an unterirdischen, dem Lichte unzugänglichen Sprossen ein. Capparis spinosa stellt die Blätter an jenen Achsen nach der Div. $^1/_3$, an diesen zweizeilig.



Fig. 186.

Wenn das wachsende Ende eines gegen den Horizont geneigten, zweizeilig beblätterten Zweiges von Corylus avellana, von Amelanchier vulgaris sich senkrecht aufrichtet, ordnen sich die von da ab neu gebildeten Blätter bei der ersteren Pflanze nach $^1/_3$, bei der zweiten nach $^2/_5$. — Alle Achsen der Alnus glauca, welche nur mässig, bis zu etwa 20°, von der Lothlinie divergiren, tragen senkrecht dreizeilig (bisweilen auch nach Div. $^2/_5$) gestellte Blätter. Absolut verticale Sprossenden bildet die Pflanze nicht. Die Enden auch der aufrechten sind etwas übergebogen. An allen dreizeilig beblätterten Sprossen tritt die gesteigerte Verdickung der oberen Stängelhälfte dadurch hervor, dass alle drei Blattreihen nach der unteren Zweigkante hin gerückt sind. Zweige, die nahezu wagrecht (in Winkeln von nicht über 30° mit der Ebene des Horizonts) wachsen, sind genau zweizeilig beblättert. Magnolia glauca ordnet die Blätter beinahe aller Sprossen nach der Div. $^2/_5$; nur an den horizontal gerichteten Knospen wird die Beblätterung zweizeilig.

Die bei Alnus glauca (auch bei Alnus glutinosa) vorkommenden Zwischenbildungen erklären den Hergang der Aenderung der Blattstellung. Jeder Seitenzweig der Erlen hebt mit einem einzigen Blatte, welches — wenn der Seitenzweig an einem verticalen Sprosse steht — seinen Rücken der Hauptachse, wenn er an einem geneigten Sprosse entspringt, seine Rückenfläche dem Zenith zuwendet, unter allen Umständen also aus der obersten Kante des Seitenzweiges hervor wächst. Dieses Blatt besitzt an sofort sich weiter entwickelnden Trieben eine vollkommen ausgebildete Lamina und zwei Stipulae, während an sich schliessenden Knospen Spreite und Stiel oft unentwickelt bleiben, so dass die beiden Stipulen schuppenförmigen Vorblättern ähnlich sehen. Es steht nie genau vertical; seine Medianebene divergirt von der Lothlinie ein wenig rechts oder

Fig. 186. Mittelgegend des Querdurchschnitts einer Seitenknospe dieses Sprosses, dicht über dem Scheitel der Knospenachse geführt. Die Blätter stehen in zwei, erheblich gehobenen Zeilen.

links. Die nächsten 2 Blätter der Nebenachse folgen auf das erste genau nach der Divergenz $^1/_3$. Aber schon das 4te Blatt steht an steil aufwärts gerichteten Knospen nicht genau vor dem ersten, sondern es erscheint, auf dem Querschnitt der Knospe, in welchem das 1te Blatt nach oben gerichtet ist, etwas herab gedrückt in Folge des gesteigerten Dickenwachsthums der oberen Längshälfte der Knospenachse, welches den Winkel der Medianebene des 4ten Blatts mit der Lothlinie weiter öffnet, als den Winkel zwischen der Lothlinie und dem ersten Blatte (Fig. 186). Jedes neue Blatt der nach Oben gewendeten Zeile ist in noch stärkerem Grade nach unten gerückt, da die Steigerung des Dickenwachsthums der oberen Zweighälfte in der obersten Längskante desselben am intensivsten ist. So wird, dafern das Sprossende sich nicht aufrichtet und seine Achse in die Lothlinie rückt, die obere Längsreihe mehr und mehr an diejenige der seitlichen Reihen genähert, nach welcher hin von Anfang an die Medianebene des 4ten Blatts von der Verticalen hinweg geneigt war. Es ist eine sehr häufige Erscheinung, dass an Zweigen der Alnus glauca, welche schräg aufwärts geradlinig wachsen, die am unteren Theile des Sprosses dreizeilige Stellung der Blätter nach einem oder zweien Umgängen des nach $^1/_3$ geordneten Stellungsverhältnisses in die zweizeilige übergeht. Steht die Knospenachse von vorn herein zur Lothlinie in einem weit geöffneten Winkel, so ist von Anfang an die Steigerung der Verdickung der oberen Längshälfte so bedeutend, dass schon das vierte Blatt über das zweite zu stehen kommt, dass zwei der Längszeilen zusammen fallen, und die Blattstellung genau zweizeilig wird. Der Querschnitt der Knospe eines solchen zweizeilig beblätterten Sprosses gleicht von da ab völlig dem einer Blattknospe von Ulmus (vergl. Fig. 152, S. 523). Richtet das Ende eines zweizeilig beblätterten Zweiges der Alnus glauca durch geocentrische Aufwärtskrümmung sich steil empor, so ordnen sich die von da ab neu gebildeten Blätter dreizeilig. Man wird unter den Zweigen eines stärkeren Astes niemals vergeblich nach so beschaffnen suchen.

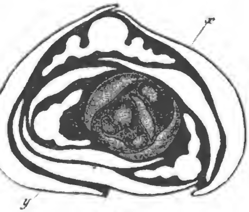


Fig. 187.

Ein lateraler Zweig einer schraubenlinig beblätterten Achse, der mit einem Paare von in Bezug auf die Lothlinie seitlich eingefügten Blättern anhebt, wird nur dann sein drittes Blatt nach einer kleineren Div. als $^1/_2$ zum zweiten Blatte stellen, wenn die Steigerung der Verdickung der oberen Stängelhälfte nicht so zeitig eintritt und nicht so beträchtlich ist, um das dritte Blatt während seiner Anlegung schon dem zweiten gegenüber zu rücken. Erfolgt aber diese Verrückung, und wächst das dritte Blatt an beiden Rändern seines Grundes ziemlich gleichmässig, oder am unteren stärker in die Breite, so wird die Blattstellung dauernd zweizeilig. Denn auch das vierte Blatt wird, wenn auch (beeinflusst durch die stärkere Verbreiterung des unteren Randes der Basis des 3ten Blattes) etwas über der Seitenkante des Zweiges angelegt, doch auf diese Seitenkante gerückt werden,

Fig. 187. Querdurchschnitt einer dreizeilig beblätterten Seitenknospe der Alnus glauca.

wenn die Förderung des Dickenwachsthums der oberen Stammhälfte noch oberhalb der Einfügung des jeweilig jüngsten Blattes sich energisch einstellt. So erklärt sich die Zweizeiligkeit der Blätter aller Seitensprossen verticaler Zweige von Castanea und Corylus u. s. w. Es folgt aus diesem allen die Wahrscheinlichkeit, dass Pflanzen, die überhaupt eine im frühesten Knospenzustande eintretende Verdickung der oberen Längshälfte des Stängels von der Verticalen abgelenkter Sprossen zeigen, an ihren genau vertical gerichteten Sprossen die Blätter in schraubenliniger Aufeinanderfolge anlegen werden. Soweit die Beobachtung reicht, ist dies denn auch durchgehends der Fall. Gewächse, welche bei Vorhandensein jener Förderung an keinem vegetativen Sprosse eine andere Ordnung der Blätter zeigen, als die zweizeilige, bilden überhaupt keine Knospe in genau verticaler Stellung der Achse derselben aus. Schon das wachsende Ende der embryonalen Achse der keimenden Pflanze von Fagus sylvatica ist übergeneigt; die Enden aller, auch der im unteren Theile lothrecht stehenden Sprossen von Fagus, Ulmus, Begonia hängen über.

Rhamnus catharticus, eine der Pflanzen, deren zweigliedrig decussirte Blattstellung in der S. 590 besprochenen Weise durch die Schwerkraft beeinflusst wird, bildet zwar an den meisten verticalen Sprossen die Blätter in gekreuzten zweigliedrigen Wirteln, nur dass die — bei dieser Pflanze besonders beträchtliche — Ungleichzeitigkeit der Anlegung der zwei Blätter eines Wirtels in dem weiten, oft 5 CM. betragenden Auseinanderrücken derselben durch die letzte Längsstreckung der Achse fast regelmässig hervortritt. Dabei wird auch deutlich, dass nicht immer das erste Blatt jedes Paares an der nämlichen Längshälfte des Stängels steht. Mit dem Eintritt der verticalen Richtung der Knospe hat der dieses bestimmende Einfluss der Schwerkraft aufhört. Die Linie, welche die tiefer stehenden Blätter der Paare verbindet, steigt streckenweis zickzackartig empor, stellenweis umkreiset sie den Stängel als Schraubenlinie. An besonders starken Stocklohden und Wasserschossen geht die Blattstellung nach oben hin in die nach der Divergenz $^2/_5$ über. Die Seitenknospen dieser Theile der Sprossen zeigen zweigliedrig decussirte Stellung der Blätter; das erste Blattpaar steht rechts und links von der Medianebene; die Medianebenen des zweiten divergiren von der Lothlinie, da das erste, unterste Blatt dieses Paares über der, nicht median nach vorn stehenden Lücke der unteren Ränder der ungleichzeitig gebildeten und ungleich verbreiterten Blätter des ersten Paares hervortritt.

Das umgekehrte Verhältniss bietet Hedera Helix. Ihre sterilen Sprossen sind der selbstständigen Aufrichtung nicht fähig. Die in Blätterbildung begriffenen Achsenenden sind selbst dann (gegen die Seite intensivster Beleuchtung) übergeneigt, wenn Zweige an einer senkrechten Mauer oder Felswand vertical empor klettern. Die Blätter aller solcher Sprossen stehen zweizeilig; rechts und links von einer durch die Stängelachse gelegten Verticalebene. Wenn die Pflanze sich zum Blühen anschickt, und Blätter hervorbringt, welche durch nicht gelappte Form gekennzeichnet sind, erhalten die neu sich entwickelnden Sprossen die Fähigkeit sich straff aufzurichten; und damit ändert sich die Divergenz der Blätter. Sie folgen einander fortan nach der Div. $^3/_8$.

Dass die Schwerkraft es ist, deren Einwirkung die zweizeilige Stellung der Blätter an den, von der Lothlinie abgelenkten Zweigen der schraubenlinig beblätterten verticalen Sprossen der Castanea u. s. w. herbeiführt, geht für Castanea,

Corylus aus dem oben (S. 500) mitgetheilten Versuche mit keimenden Samen hervor, welche in rascher Rotation um eine verticale Achse bei rein seitlicher Beleuchtung sich entwickelten. Der in bestimmter Richtung thätige Einfluss des Lichts war bei diesem Versuche durch die fortwährende Aenderung der Stellungen der Objecte zur Lichtquelle eliminirt, die Schwerkraft war durch die Centrifugalkraft grossentheils ersetzt. Die in Richtung des Rotationsradius, nach der Drehungsachse hin sich entwickelnden Stämmchen der Keimpflanzen behielten die fünfzeilige Blattstellung bei; die über den Insertionen ihrer Blätter in Richtungen, welche von der des Rotationsradius divergirten, angelegten Seitenknospen erhielten zweizeilige Stellung der Blätter. — Die Unabhängigkeit der Erscheinung vom Lichte ergiebt sich aus ihrem Vorkommen an unterirdischen Sprossen der Aristolochia Clematitis.

Noch augenfälliger ist ein analoges Verhalten zur Lothlinie einiger der Gewächse mit blattähnlich ausgebildeten Seitenzweigen. Ihre aufrechten oder nur schwach gegen den Horizont geneigten Achsen niederer Ordnung sind von isodiametrischem Querschnitte. Die stärker gegen den Horizont geneigten Achsen werden stark verbreitert; sie verdicken sich ganz vorzugsweise nur in einer Richtung an zwei einander gegenüberliegenden Kanten. Die Verbreiterung erfolgt meist in der Art, dass die eine Fläche dem Zenith zugekehrt wird, so bei Cereus phyllanthoïdes Del., Xylophylla, Phyllocladus; seltener in einer Verticalebene; so bei Opuntia brasiliensis Haw. Mit der Aenderung der Form des Querschnitts ist in allen diesen Fällen, den letzten ausgenommen, die Aenderung der Blattstellung aus der gerade oder schräg-dreizeiligen in die zweizeilige verbunden.

Cereus phyllanthoïdes Del. hat mit dreizeiligen Stachelbüscheln besetzte, auf dem Querschnitt gleichseitig dreieckige verticale Achsen, deren seitliche Zweige platt, zweischneidig, auf dem Querschnitt von Form eines sehr stumpfwinkligen gleichschenkligen Dreiecks mit nach oben gekehrtem Scheitelwinkel, oder noch häufiger von der eines von zwei sehr flachen, mit der Concavität einander zugewendeten Kreisbögen begränzten Raumes sind. Die erstere Form bewahrt die dreizeilige, die zweite erhält zweizeilige Stellung der Stachelbüschel; die Reihen sind den Kanten der Zweige eingefügt. Wird ein solcher platter Zweig als Steckling verwendet, so entwickelt sich eine seiner Seitenknospen oder seine Endknospe vertical aufwärts als gleichseitig dreikantiges Prisma. — An den embryonalen und den verticalen oder nahezu verticalen, relativen Hauptachsen der Xylophylla angustifolia Sw., falcata Ait. stehen die verkümmernden schuppenförmigen Blätter nach der Divergenz $^2/_5$. Die Seitenachsen, welche aus den Achseln dieser Blätter entspringen, tragen zweizeilig gestellte ähnliche Blätter. Diese Seitenachsen nehmen schon bei der ersten Anlegung eine von vorn und hinten (oben und unten) her abgeplattete Form an, und verdicken sich grösstentheils weiterhin noch ganz vorzugsweise in der Richtung des grössten Durchmessers ihres Querschnitts. Sie entwickeln sich so zu den blattähnlichen Zweigen, unter welchen diejenigen dritter und höherer Ordnungen an den Seitenrändern blattachselständige Blüthen tragen. Einzelne aber, welche schon während ihrer ersten Verlängerung mit der Hauptachse einen weit spitzeren Winkel bilden, deren Richtung mehr der senkrechten sich nähert, verbreitern sich weit minder stark. Sie werden zu der Hauptachse ähnlichen Zweigen, deren Enden nach völliger Aufrichtung stielrund werden, und deren basilare, ursprünglich abgeplattete Stücke durch die an der Vorder- und Hinterseite vorzugsweise starke Holzbildung zu Cylindern sich runden. — Bei Phyllocladus trichomanoïdes Don. ist die Hauptachse auf dem Querschnitt isodiametrisch (stumpf fünfeckig). Ihre von schuppenförmigen Blättern gestützten Seitenachsen werden in schmal bandartiger Form (Verbreiterung tangental zur Hauptachse) ausgebildet. Sie tragen an den Kanten zweizeilige Schuppenblätter, aus deren Achseln völlig blattähnliche Zweige dritter Ordnung entspringen. Auch die Enden der Achsen zweiter Ordnung bilden sich bisweilen zu

blattähnlichen Verbreiterungen aus; damit ist dem Weiterwachsthum der Achse eine Gränze gesetzt. Oefter aber krümmt sich gegen Anfang der zweiten Vegetationsperiode die im Knospenzustand befindliche Spitze der Achse zweiter Ordnung aufwärts (analog den austreibenden Knospen der Kiefern, nur nicht so bedeutend); dabei wird ihr Querschnitt isodiametrisch, die Stellung ihrer Blätter fünfzeilig, und fortan verhält sie sich in allen Stücken der Hauptachse ähnlich: sie bringt Achsen dritter Ordnung hervor, welche dem in der ersten Vegetationsperiode gebildeten basilaren Stücke der Achse zweiter Ordnung gleichen. Auch die Enden dieser Achsen dritter Ordnung können zu relativen Hauptachsen sich ausbilden, und so fort[1].

Die lateralen Sprossen der verticalen, isodiametrischen, stumpf fünfkantigen Achsen der Opuntia brasiliensis Haw. treten als Protuberanzen von Form von Kugelabschnitten über die Fläche der Hauptachse hervor; aber schon im ersten Beginne der Längsentwickelung werden sie von den Seiten her abgeplattet, indem sie ganz vorzugsweise an der nach unten gewendeten Kante in die Breite wachsen. Die Abplattung ist bereits vollständig zur Zeit der Differenzirung der Gefässbündel vom Parenchym; von der Basis nach der Spitze der Seitenachsen nimmt die Abplattung erheblich zu. Auch alle anderen auf diesen Punkt untersuchten Opuntien stellen die breiten Flächen ihrer abgeplatteten Stängel ursprünglich senkrecht; doch wird dieses Verhältniss weiterhin bisweilen durch Beugungen der dünnen Basilarstücke der platten Achsen geändert.

Die Richtung dieser verticalen Abplattung stimmt im Allgemeinen überein mit der geförderten Verdickung hyponastischer Zweige (S. 605),; nur dass sie nicht durch Steigerung des Wachsthums des holzbildenden Cambium der unteren Zweigseite, sondern durch vorwiegende Verbreiterung der unteren Kante der noch im Zustande des Vegetationspunkts befindlichen Zweigknospe bewirkt wird. Die transversale Abplattung der Seitenzweige von Cereus phyllanthoïdes, der Xylophyllen u. s. w. dagegen findet kein Analogon in den übrigen durch das Verhältniss zur Lothlinie bedingten Förderungen des Wachsthums von Achsengebilden; sie erinnert an die (freilich in jedem Lagenverhältniss zum Horizont eintretende) Bevorzugung des transversalen Wachsthums der Spreiten der meisten Blätter.

Die Entstehungsfolge der Blätter vieler stark gegen den Horizont geneigter Achsen mit schraubenliniger Blattstellung wird durch eine in Richtung der Lothlinie thätige Kraft beeinflusst. Die auffallendste und verbreitetste der in dieses Gebiet gehörigen Erscheinungen ist die Gegenwendigkeit (Antidromie) des Grundwendels der Blätter der nach rechts und links von einem wagrechten oder stark von der Verticalen divergirenden Aste abgehenden Zweige. Sehr viele Auszweigungssysteme zeigen an den Nebenachsen, welche in Richtungen sich entwickeln, die von einer längs durch die geneigte Hauptachse gelegten Verticalebene nach der einen Seite, z. B. nach rechts abgelenkt sind, rechtsumläufige Grundwendel der Blattstellung, an den Seitenzweigen, die von jener Ebene nach links abgehen, linksumläufige, oder umgekehrt. In weitester Ausdehnung zeigt sich diese Erscheinung an den trimeren Blüthen von Monokotyledonen, den pentameren von Dikotyledonen, deren Inflorescenzen als Dichasien ausgebildet sind. Die Spirale der Entstehungsfolge der Perigonial- oder Kelchblätter der Blüthen, mit denen die nach rechts von den Achsen nächstniederer Ordnung abgehenden

1) Die Verbreiterung der Stängel mancher Leguminosen zu bandähnlichen Gebilden (Bossiaea, Carmichaelia, Acacia longifolia z. B.) erfolgt auch bei verticaler Stellung dieser Stängel; aber stets in einer zur Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrechten Ebene; sie ist durch den Einfluss des Lichts bedingt (vergl. § 24). Die platten Achsen zweiter und höherer Ordnung der Arten von Ruscus werden unterirdisch, unter Lichtausschluss, und in nahezu oder völlig verticaler Stellung ausgebildet: sie sind weder von der Gravitation noch vom Licht in ihrer Verbreiterung beeinflusst.

Zweige endigen, ist rechtsumläufig; die der entgegengesetzt abgehenden linksumläufig. Alle rechts stehenden seitlichen Blüthen sind unter sich homodrom, und den links stehenden antidrom, und umgekehrt. Die seitlichen Einzelblüthen eines als Schraubel ausgebildeten Blüthenstandes sind unter sich sammt und sonders homodrom; die eines Wickels von Blüthe zu Blüthe wechselnd antidrom; in den rechts abgehenden Seitenblüthen rechtswendig, in den links abgehenden linkswendig.

Die Homodromie der in Schraubeln stehenden Blüthen, die von Blüthe zu Blüthe eintretende Antidromie der in Wickel geordneten Blüthen ist von so durchgreifendem Vorkommen, dass sie ein sicheres Hülfsmittel darbietet, die Natur eines dichtgedrängten, zweifelhaften Blüthenstands zu bestimmen. Ein wesentliches Attribut der als Wickel oder als Schraubeln ausgebildeten Auszweigungssysteme ist sie aber nicht, wie schon aus dem Umstande sich ergiebt, dass in allen Auszweigungen einblättrige, sowie blattlose Wickel, und blattlose Schraubeln existiren. Die männlichen Partialinflorescenzen der Euphorbien sind Wickel, deren Achsen jede nur ein einziges Blatt, ein Staubblatt, tragen. Die Zoosporangienstände der Peronosporen verzweigen sich als Wickel; die Sporangienstände mancher Ascophoren als Schraubeln. Es ist somit unzulässig, die Homodromie der in Schraubeln stehenden Blüthen, die Antidromie der in Wickeln stehenden in die Definition der betreffenden Auszweigungsformen aufzunehmen [1]). — Wenn bisher auch die Erfahrung ohne Ausnahme lehrte, dass bei Blüthenständen jene Beziehungen der seitlichen Stellung zur Wendung der Kelchspirale bestehen, so ist es doch wohl denkbar, dass künftig Pflanzen aufgefunden werden, bei denen dieselben nicht vorhanden sind.

Aehnliche Beziehungen der Richtung des Grundwendels der Blattstellung seitlicher Abzweigungen gegen den Horizont geneigter Achsen zu den durch diese Achsen gelegten Verticalebenen bestehen auch bei vielen vegetativen Sprossen. Auch bei den Eichen (Quercus Robur) [2]), der Prunus cerasifera, dem Vaccinium Oxycoccos, den Jungermannieen mit dreizeilig beblätterten Stängeln sind die, von horizontalen oder fast horizontalen Aesten nach rechts abgehenden Zweige ganz in der Regel von rechtsumläufigem Grundwendel der Blattstellung, die nach links abgehenden von linksumläufigem. Bei den meisten darauf untersuchten Pflanzen sind diese Verhältnisse weniger beständig; bei manchen (bei Prunus spinosa z. B.) kommen an einem und demselben Pflanzenindividuum Aeste vor, deren nach links abgehende Zweige linkswendig, deren nach rechts abgehende Zweige rechtswendig sind, und solche, bei denen dies sich umgekehrt verhält.

Nach der, S. 485 ff. gegebenen Darlegung ist es selbstverständlich, dass im Laufe des Entwickelungsganges von lateralen Sprossen, deren Blattstellung unabänderlich derartige Beziehungen zur Lothlinie zeigt, im Moment des Eintritts der schraubenlinigen Stellung der Blätter die in Richtung der Lothlinie thätigen Kräfte diejenige Beeinflussung der Stellung der Ursprungsorte neuer Blätter überwiegen müssen, welche durch das Maass der Verbreiterung der Basen bereits vorhandener Blätter der seitlichen Sprossen, oder durch die ungleichmässige Verbreiterung der Seitenränder der Einfügungsstreifen eines Stützblatts geübt wird. Dasjenige Blatt, mit welchem die schraubenlinige Stellung anhebt, kann noch durch jene Beeinflussungen seine Stellung angewiesen erhalten; die Entstehungsorte des

---

1) Wie dies durch Schimper und Wydler geschah.

2) Diese Beziehung der Antidromie der Seitenzweige geneigter Aeste der Eichen zur Lothlinie wurde durch Möhl aufgefunden: morphol. Unters. üb. die Eiche, Cassel 1862, p. 20.

zweiten und dritten Blattes der schraubenlinigen Stellung aber müssen lediglich in Beziehung auf die Lothlinie orientirt sein. Es lässt sich erwarten, dass in den Einzelnheiten dieser Vorgänge eine ziemliche Mannichfaltigkeit bestehen wird; die (bisher auf eine nur mässige Zahl von Fällen beschränkt gewesene) Untersuchung hat dies bestätigt.

Die Antidromie opponirter Seitenzweige geneigter Achsen ist nur ein specieller Fall einer noch weiter verbreiteten Erscheinung: der Erscheinung nämlich, dass an von der Lothlinie abgelenkten Achsen, an denen schraubenlinige Stellung von Blättern eintritt, welche ihre Basen bis zur Entstehungszeit des nächstjüngeren Blattes auf weniger als die Hälfte des Achsenumfangs verbreitern, — dass an solchen Achsen die Richtung des Grundwendels vom ersten zu dem schraubenlinigen Stellungsverhältnisse gehörigen Blatte aus n a c h o b e n geht. Er hebt in gegen den Zenith aufsteigender Richtung an. Die neue Wachsthumsrichtung, welche nach Anlegung des ersten Blattes ein zweites bildet, kommt an einer Kante des Stängels zum Vorschein, welche höher über dem Horizonte liegt, als die Insertion der Mediane des ersten Blattes in die Achse, oder welche doch um einen kleineren, gegen den Zenith convexen, als gegen ihn concaven Bogen des Achsenumfangs von jener Insertion entfernt ist.

An den seitlichen Achsen von Jungermannieen mit kriechenden Stämmchen treten diese Erscheinungen in völliger Reinheit hervor. Bei Lepidozia reptans z. B. hebt die Blattbildung der Seitenachsen an der zenithwärts gekehrten Stängelhälfte mit einem Blatte der nach dem hinteren Ende der Hauptachse gewendeten Längsreihe grösserer Blätter (Oberblätter) an, auf welches ein zweites Oberblatt folgt. Nach diesem wird das erste Unterblatt angelegt. So sind die Blätter aller (von Oben gesehen) nach rechts abgehenden Seitenachsen in rechtswendige, die der nach links abgehenden in linkswendige Grundwendel geordnet. Besonders anschaulich ist das Aufsteigen der Grundwendel der Blätter aller Auszweigungen an jüngeren Pflanzen der Frullania dilatata, welche an der Rinde senkrechter Buchenstämme, dieser dicht angedrückt, wachsen. An (von Oben gesehen) von der Lothlinie nach aufwärts und links divergirenden Sprossen ist er linkswendig; an nach aufwärts und rechts divergirenden rechtswendig; an abwärts nach rechts hin geneigt wachsenden Sprossen ist er linkswendig, an solchen nach links hin gerichteten rechtswendig. Die Seitenzweige eines und desselben Asts sind auch hier meist zu einander antidrom; wo aber Seitenzweige in spitzen Winkeln von einem um beiläufig 45⁰ gegen den Horizont geneigten Ast abgehen, wo also die jeder Astseite in gleichem Sinne von der Lothlinie divergiren, sind sie homodrom, sind die Grundwendel ihrer Blattstellung gleichsinnig. — Die drei Blätter des äussersten Perigonkreises der seitlichen Blüthen monokotyledoner Gewächse vom Typus der Liliaceen, welche keine Vorblätter besitzen, entstehen in einer Reihenfolge, welche zwischen dem ersten, schief nach hinten und oben gestellten, und dem zweiten, ebenfalls schief nach hinten gestellten Blatte einen gegen den Zenith convexen Bogen des Umfangs der Blüthenachse lässt, so z. B. Orchideen. Bei den fünf- oder dreigliedrigen seitlichen Blüthen der meisten der darauf untersuchten Dikotyledonen, und auch bei den Laubzweigen mancher solcher, deren gegen den Horizont geneigte Achsen ihre Blätter in schraubenliniger Aufeinanderfolge[1]), nach Divergenzen ordnen, die kleiner sind, als die Hälfte des Stammumfangs, besteht ein etwas anderes Verhältniss. Der schraubenlinigen Stellung gehen zwei opponirte, oder nach einer Kante der geneigten Knospenachse, der oberen oder der unteren hin, geschobene Vorblätter voraus. Die e r s t e A n l e g u n g dieser Vorblätter erfolgt bei Seitenknospen aufrechter oder aufstrebender Sprossen meistens etwas nach Oben hin gerückt, so dass die Medianebenen derselben sich unter einem gegen den Zenith geöff-

1) Die Blüthen der Leguminosen fallen somit nicht unter die oben ausgesprochene Regel, da deren Blattgebilde nicht in schraubenliniger Succession entstehen.

neten stumpfen Winkel schneiden; ein Verhältniss, das zwar in vielen Fällen weiterhin durch die stärkere Verdickung der oberen Seitenachsenhälfte verdeckt wird, im Anfange aber sehr allgemein besteht. Sie lassen an der von der Hauptachse hinweg (nach unten) gewendeten Längshälfte der Knospenachse die weitere Lücke zwischen ihren Rändern; eine Lücke, deren Mittelpunkt median oder seitlich nach vorn zu liegen kommt. Wo die zwei Vorblätter genau seitlich, einander opponirt angelegt werden, oder wo sie auf die vordere, der Hauptachse abgewendete Hälfte der Seitenknospe gerückt sind, bleibt (in Folge ungleicher Verbreiterung der Seitenränder der Vorblätter) ebenfalls die auf der Vorderfläche der Knospenachse gelegene Lücke zwischen den Basen der Vorblätter die weitere.

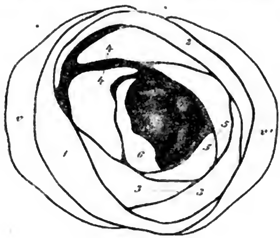


Fig. 188.

Ueber der Mitte dieser Lücke zwischen den Rändern der (zu dieser Zeit noch schmalen, bei Quercus Robur z. B. jetzt kaum $^1/_3$ der Knospenachse umfassenden) Vorblätter erhebt sich das erste, dem schraubenlinigen Stellungsverhältnisse angehörige Blatt. Es steht gemeinhin schräg nach unten oder aussen, seitlich von der Mediane des Zweiges (Fig. 188), seltener genau median nach unten und vorn (Fig. 189). Diese Verhältnisse bestehen in der frühen Jugend der Seitenachsen auch bei solchen Gewächsen, welche weiterhin durch beträchtliche Streckung des Stängelstücks zwischen den nicht genau gleichhoch entstandenen Vorblättern diese weit auseinanderrücken, z. B. bei den europäischen Euphorbien. Die Richtung des Grundwendels des schraubenlinigen Stellungsverhältnisses ist in allen diesen Fällen vom ersten, auf die Vorblätter folgenden Blatte desselben an aufsteigend: so z. B. bei seitlichen Laubachsen von Campanula, Quercus, bei lateralen pentameren Blüthen mit zwei Vorblättern und spiraliger Entstehungsfolge ganz allgemein (sehr anschauliche Beispiele sind Bartonia, Collinsia, Rosa), auch bei denen mit sogenannter »Vornumläufigkeit der Kelchspirale«[1]) — d. h. mit median nach vorn stehendem einen (ersten, keineswegs zweiten) Kelchblatt, wie Campanulaceen, Lobeliaceen (Fig. 189, 190).

Seitenachsen, die ein einzeln stehendes erstes Blatt bilden, beginnen häufig schon mit dem zweiten Blatte die schraubenlinige Stellung. So die steiler aufgerichteten Seitenzweige verticaler Sprossen von Erlen. Das erste Blatt der Seitenachse steht median nach hinten, an der oberen Kante der Achse; dem Stützblatt gegenüber. Es verbreitert seine Einfügung in den

Fig. 188. Querdurchschnitt, dicht über dem Knospenscheitel geführt, der noch jungen Seitenknospe eines 10 CM. langen Frühjahrtriebs von Quercus Robur, Anfang Mai's genommen. Die Knospe stand an dem, gegen den Horizont geneigten Zweige schräg (von oben gesehen rechts) nach unten. v ist das erste, v' das zweite Vorblatt; die Medianebenen dieser Vorblätter schneiden sich an Seitenknospen, die noch keine andern Blätter besitzen, unter einem gegen die Hauptachse offenen Winkel von etwa 170°. Weiterhin, auf dem vorliegenden Entwickelungszustande, erscheinen sie senkrecht zur Medianebene der Knospe; noch später nach unten gerichtet; dies in Folge der Behinderung des Breitenwachsthums der Vorblätter nach der Achse hin durch die enge Einpressung der Knospenbasis an der Hauptachse. 1 und 2 sind die ersten schraubenlinig gestellten Blätter; beide unterhalb der Sonderung der Stipeln durchschnitten; 3 — 3, 4 — 4, 5 — 5 sind die Stipelnpaare der nächstfolgenden Blätter (deren mediane Theile ganz kurz geblieben sind); 6 ist die unterhalb der Trennung der Stipeln vom medianen Theile durch den Schnitt getroffene Basis des drittjüngsten Blatts; 7 die Anlage des zweitjüngsten Blattes, oberhalb dessen Scheitel der Schnitt hinweg ging.

1) Wydler, in Flora 1852, p. 300.

Stängel bis zur Entstehung des nächstjüngeren Blattes auf mehr als die Hälfte des Stängelumfangs. Die eine Stipula wächst stärker in die Breite, als die andere; die Lücke zwischen

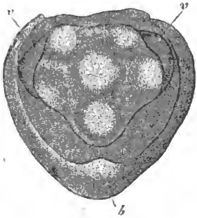


Fig. 189.

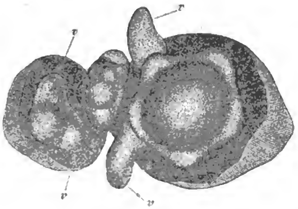


Fig. 190.

beiden wird schräg nach vorn und unten gerückt. Ueber ihrer Mitte erhebt sich das zweite Blatt der Seitenachse. Das Hervorwachsen des dritten und vierten Blattes aus der Achse folgt sehr rasch auf das des zweiten; die drei theilen sich in den Umfang der Knospenachse, und damit ist die Blattstellung nach der Divergenz $^1/_3$ begonnen, deren Grundwendel nothwendig in der Richtung aufwärts anhebt. Ganz ähnliche Verhältnisse bestehen für die lateralen trimeren Blüthen von Monokotyledonen, deren der Blüthe vorausgehendes einziges oder letztes Vorblatt an der oberen Längshälfte der Blüthenachse steht; möge dieses Blatt median nach hinten stehen, wie z. B. bei Gladiolus, Iris, oder schief nach hinten und oben, wie bei Lilium (Fig. 141, S. 506). — Die Inflorescenzen der Borragineen, Hydrophylleen, Heliotropeen sind Wickel, deren zweite und folgende Achsen vor der Blüthe ein einziges Vorblatt bilden. Es entsteht von dem Stützblatt um $^1/_4$ des Umfangs seiner Achse entfernt: auch diese Blüthen besitzen die an den Laubzweigen der nämlichen Gewächse vorhandene Eigenschaft, die Blattbildung der Seitenachsen mit einem Paare gegenständiger Blätter zu beginnen. Bei der dicht gedrängten Stellung der rasch nach einander sich entwickelnden Seitenachsen hat aber das eine, der zweitälteren Seitenachse zugewendete Blatt dieses Paares absolut keinen Raum zur Entwickelung, die somit unterbleibt. Das erste Kelchblatt jeder Blüthe entsteht dem einzigen Vorblatt gegenüber; das zweite und dritte treten nach den ersten in rascher Folge über die Aussenfläche der Blüthenachse hervor; die drei theilen sich in deren Umfang, den ersten Umgang eines Stellungsverhältnisses nach der Div. $^2/_5$ bildend, auf welchen das 4te und 5te Kelchblatt als zweiter solcher Umgang folgen (Fig. 191). So lange ein derartiger Wickel sein sich verlängerndes Ende schräg nach oben richtet — und in solcher Stellung beginnt regelmässig die Ausbildung desselben — ist die Ursprungsstelle des zweiten Kelchblatts höher an der Blüthenachse belegen, als die des ersten: übereinstimmend mit den zuvor erörterten Fällen sind die Kelchspiralen der nach rechts abgehenden Blüthen des Wickels rechtswendig, diejenigen der nach links abgehenden linkswendig. Ist eine Anzahl von consecutiven Blüthenknospen in solcher Weise angelegt, so lässt die Einpressung jeder neuen Blüthenachse zwischen ihrem Stützblatt und der in der Achsel ihres Vorblatts stehenden, rasch sich entwickelnden Seitenachse, durch welche sie aus der Medianebene des Stützblatts heraus gedrängt

Fig. 189. Scheitelansicht einer sehr jungen lateralen Blüthenknospe der Campanula bononiensis, gleich nach Anlegung der Kelchblätter. *v*, *v* Vorblätter, *b* Stützblatt. Das median nach vorn stehende Kelchblatt kennzeichnet sich durch beträchtlichste Grösse als das erstentstandene.

Fig. 190. Scheitelansicht des Gipfels einer Inflorescenz der Lobelia bicolor, an welcher 4 Blüthenknospen angelegt sind. Die älteste hat eben die 5 Kelchblätter angelegt; unter diesen ist das median nach vorn stehende das grösste, älteste. *v*, *v* Vorblätter dieser und der nächstjüngeren Blüthenachse. Die beiden jüngsten Seitenachsen sind zur Zeit noch blattlos.

wird, gar keinen anderen Raum für die Entwickelung der ersten drei Kelchblätter, als nach den Richtungen hin, welche bei der Anlegung der zweiten und dritten Blüthe des Wickels in Bezug auf die nächstbenachbarten Blüthen eingehalten wurden. Die Wendung der Kelchspiralen bleibt die gleiche, auch von dem Zeitpunkte an, wo das wachsende Ende des Wickels schräg abwärts sich richtet, sich einzurollen beginnt; und erhält sich constant bis zum Ende der Blüthenbildung.

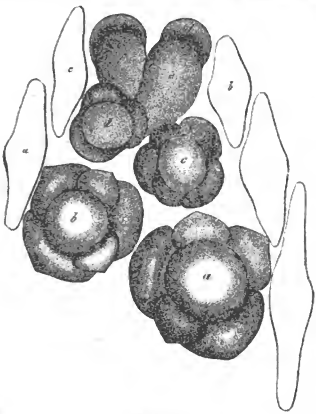


Fig. 191.

Unter den Dikotyledonen, deren Seitenachsen einen zweigliedrigen Wirtel von Vorblättern bilden, giebt es solche, die an den gegen den Horizont geneigten Zweigen die schraubenlinige Stellung der Blätter erst mit dem vierten Blatte beginnen. So verhalten sich die Weiden. Die beiden Vorblätter entstehen nicht völlig gleichzeitig, aber ziemlich gleichhoch; und verwachsen frühe. An derjenigen Seitenkante der Knospenachse, welche von der Stipula des Stützblatts minder fest an die Hauptachse angepresst wird, erscheint zuerst eines der Vorblätter. Diese Seite ist nicht constant die rechte oder die linke der Knospe, sondern gemeinhin die untere, dem Zenith abgekehrte; die Stipulen sind in ihrem Wachsthum nach oben gefördert (S. 586). Das dritte Blatt der Seitenachse steht bei Salix fragilis genau median, nach der Hauptachse zu; bei Salix caprea ist es gemeinhin von der Medianebene etwas zur Seite gerückt (Fig. 192). Es verbreitert seine Basis vor Hervorsprossen des vierten Blattes ungleichmässig auf mehr als die Hälfte des Stängelumfangs, und bestimmt so, analog dem ersten Blatte dreizeilig beblätterter Seitenachsen von Alnus, den Entstehungsort desjenigen Blattes, mit welchem die schraubenlinige Stellung in aufsteigender Richtung anhebt.

Bei den meisten Dikotyledonen ist die Beeinflussung der Richtung des Blattstellung-Grundwendels durch in Richtung der Lothlinie wirkende Kräfte eine weit minder vollständige. Die Seitenzweige horizontaler oder schräg aufgerichteter Aeste halten häufig eine Blattstellung ein, welche derjenigen des Astes gleichwendig ist. Aber es giebt schwerlich eine Pflanze, welche ausnahmslos, an allen Achsen, die gleiche Wendung des Grundwendels der Blattstellung zeigte, wie dies

Fig. 191. Endstück eines Wickels des Echium violaceum, die sechst- und fünftjüngste Blüthenknospe in Scheitelansicht. Die Blüthen und die Vorblätter ihrer Achsen sind mit den gleichen Buchstaben *a a*, *b b* u. s. w. bezeichnet. An der Blüthe *d* sind erst 3 Kelchblätter, an der *e* noch keines derselben gebildet; die Achse *f* ist noch ohne Seitenachse. — Dies hier dargestellte Ende der spiralig eingerollten Inflorescenz war aufwärts gewendet. Die Wendung der Kelchspirale war aber auch in den ältesten, aufrecht entwickelten, und in den mittleren, übergeneigt entwickelten Theilen der Inflorescenz dieselbe: an den von oben gesehen rechts stehenden Blüthen rechtswendig, an den links stehenden linkswendig. So ist es auch in allen analogen Fällen, z. B. bei Cerinthe, Heliotropium.

doch der Fall sein müsste, wenn lediglich von der jeweiligen Hauptachse aus, ohne Eingreifen einer ausserhalb der Pflanze thätigen Kraft, diese Richtung bestimmt

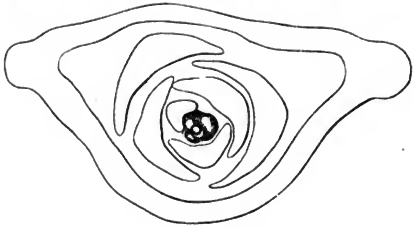


Fig. 192.

würde. Es kommen bei vielen Pflanzen, wenn der Grundwendel des Asts z. B. linkswendig ist, an seiner rechten Seite Zweige sowohl mit rechtswendiger, als auch mit linkswendiger Blattstellung vor. Der Einfluss der vertical wirkenden Kraft überwiegt hier in einzelnen Fällen die specifische, von der Haupt- auf die Nebenachse (etwa durch das Verbreiterungsmaass der Stützblattbasis) übertragene Gestaltungsbestrebung, in anderen nicht. Auf der anderen Seitenhälfte des Asts aber, wo jenes Streben und die fremde Kraft nach derselben Richtung hin wirken, sind die Grundwendel der Blattstellung aller Zweige gleichsinnig, und alle im Beginn aufsteigend.

Einige aufs Gerathewohl herausgegriffene Beispiele werden dies veranschaulichen:

1) Liquidambar orientale, schräg aufgerichteter Ast, Blattstellung linkswendig. 4 Seitenachsen nach rechts, 2 davon rechtswendig, 3 nach links, sämmtlich linkswendig.
2) Ebensolcher Ast, Blattstellung rechtswendig: 8 Seitenachsen nach links, von denen 4 linkswendig, 7 nach rechts, sämmtlich rechtswendig.
3) Pterocarya caucasica, Ast der im hinteren Drittel abwärts, in den vorderen $^2/_3$ aufwärts gebogen war. Blattstellung linkswendig. Im hinteren $^1/_3$; 2 Achsen nach rechts, deren eine linkswendig; 1 nach links, linkswendig. In den vorderen $^2/_3$: 3 Achsen nach rechts, sämmtlich rechtswendig; 2 nach links, beide linkswendig.

Es ist bezeichnend dafür, dass eine in Richtung der Verticalen wirkende Kraft die Wendung der Grund-Schraubenlinie der Blattstellung geneigter Seitenachsen dieser Pflanzen bestimmt, dass die Verhältnisse für die Seitenzweige, welche aus abwärts gerichteten Aesten derselben Bäume entspringen, sich umkehren. Der Grundwendel der Blattstellung an den von oben gesehen nach links abgehenden Zweigen ist rechtsumläufig oder dem des Asts gleichwendig, an den nach rechts abgehenden ist er linksumläufig oder von der nämlichen Richtung wie am Hauptaste.

So verhält es sich an abwärts gerichteten Aesten von Pterocarya caucasica, Virgilia lutea, Gleditschia triacantha, Liquidambar orientale, Salix babylonica. Es hatte z. B. ein schräg abwärts hängender Zweig der Salix babylonica mit linkswendiger Blattstellung 5 nach rechts abgehende Zweige, sämmtlich linkswendig, und 3 nach links abgehende, von denen 2 rechts-

Fig. 192. Querschnitt einer blattachselständigen Knospe der Salix caprea. Die convexe Fläche ist die dem Stützblatt zugewendete. Der querdurchschnittene apicale Theil des dritten, oben links stehenden Blattes ist stärker zur Seite abgelenkt, als die (auf dem nächst tieferen Knospendurchschnitt sichtbare) Basis desselben.

wendig. Ein abwärts gerichteter Zweig von Liquidambar orientale, rechtswendig, hatte 2 Seitenachsen nach links, rechtswendig; zwei nach rechts, deren eine linkswendig. — Uebrigens ist eine derartige Uebereinstimmung nicht völlig beständig; es mögen bei sehr vielen Pflanzen noch andere, bisher unbekannte, äussere Einwirkungen ins Spiel kommen.

Wird eine von der Lothlinie abgelenkte Achse im Moment der Anlegung ihres ersten Blattes nicht durch ihr angränzende Theile derselben Pflanze beeinflusst, so stellt sie dieses erste Blatt so, dass die Medianebene desselben die Verticale in sich aufnimmt. Es steht dieses Blatt entweder an der nach oben, oder an der nach unten gewendeten Kante der Achse. — Entwickelt eine solche Achse als erste Blattgebilde einen zweigliedrigen Wirtel, so stehen diese Blätter an den Seitenkanten der Achse; die Blattflächen nehmen die Lothlinie in sich auf.

Die Nichtbeeinflussung des Entstehungsorts der ersten Blätter embryonaler Achsen sowohl, als lateraler Zweige durch benachbarte Gebilde ist weit seltener, als es auf den ersten Blick erscheinen mag. Die Stellung der Kotyledonen der Embryonen phanerogamer Pflanzen zeigt sich in erster Linie abhängig von der Form des Querschnitts des Embryosacks in derjenigen Region, innerhalb deren die embryonale Achse ihr erstes Blatt oder ihr erstes Blattpaar bildet. Die Medianebenen dieser ersten Blätter fallen zusammen mit einer durch den grössten Querdurchmesser dieser Stelle und durch die Längsachse des Embryosacks gelegten Ebene. Der oder die Kotyledonen halten eine, in Bezug auf die Medianebene des Eychens oder der Blüthe orientirte Stellung ein, ohne Rücksicht auf die Neigung der embryonalen Achse gegen den Horizont.

Es kommt bei dieser Bestimmung des Entstehungsorts der Kotyledonen lediglich auf die Form des Querschnitts des Embryosacks im Momente der Anlegung der Kotyledonen an. Es können zu diesem Zeitpunkte ganz andere Verhältnisse der verschiedenen Querdurchmesser des Embryosacks bestehen, als auf späteren Entwickelungszuständen. So ist z. B. die apicale Region des Embryosacks der Gräser, innerhalb deren der junge Embryo liegt, zur Zeit der Anlegung des Scutellum und des Kotyledon von elliptischem Querschnitte; die grosse Achse der Ellipse fällt in die Medianebene des Eychens. An der, gegen die Anheftung des Eychens hin gewendeten Seite wächst der Embryosack am stärksten in die Dicke; an der entsprechenden Kante, an welche der weiteste Raum des (bereits von weichem Endosperm erfüllten) Embryosacks gränzt, entwickelt die embryonale Achse das Scutellum und den Kotyledon. Die Medianebenen beider fallen mit der des Eychens zusammen. Weiterhin werden das Endosperm und der Embryo vorwiegend in auf den Medianebenen senkrechter Richtung verbreitert. — Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei Mirabilis Jalapa. Bei der Anlegung der Kotyledonen ist der mediane Querdurchmesser des Embryosacks der grösste. Die Kotyledonen entstehen in der, durch Anheftung und Mikropyle gehenden Medianebene des Eychens. Weiterhin wachsen sie nebst dem Embryosack gewaltig in die Breite, so dass sie die der Anheftung abgewandte Seite des Samens als halber Kugelmantel umgeben. Analog ist es bei anderen Curvembryosen, den meisten Umbelliferen, Cynoglosseen, Asclepiadeen.

In den darauf untersuchten Pflanzen der nachgenannten dikotyledonen Familien und Gattungen fallen die Medianebenen der Kotyledonen mit denen der Eychen zusammen; ohne Rücksicht auf die Neigung des Embryosacks gegen den Horizont. Die Embryosäcke sind hier, während der Bildung der Kotyledonen, durchweg von elliptischem Querschnitt, dessen grosse Achse in der (durch Mikropyle und Anheftung gelegten) Medianebene des Eychens liegt: Caryophylleen, Paronychieen, Protulacaceen, Mesembryanthemeen, Cacteen, Amarantaceen, Chenopodeen, Nyctagineen; Erysimum, Sisymbrium, Brassica, Sinapis, Camelina, Neslia, Capsella, Lepidium; Malvaceen, Tiliaceen, Umbelliferen, Apocyneen, Asclepiadeen, Cynoglossum, Labiaten, Solanaceen, Morus, Celtis, Cannabis, Viola, Papaver, Hedera, Berberis, Nymphaeaceen, Capparis, Reseda, Tropaeolum, Tribulus, Ruta, Coriaria, Rhus, Myrtus, Philadelphus, Cupuliferen (insbesondere Quercus), Saxifrageen, Cornus, Caprifoliaceen, Valerianeen, Dipsaceen, Compositen, Gentianeen, Convolvulaceen.

Bei den nachfolgenden dagegen stehen die Flächen der Kotyledonen der Medianebene des Eychens parallel. Die mit ! bezeichneten haben eine solche Stellung der Eychen und jungen Samen, dass deren Medianebene stets die Lothlinie in sich aufnimmt. Die Früchte der Formen, deren Eychen nach verschiedenen Radien der Blüthenachse hin gerichtet sind, stehen während der Kotyledonenbildung senkrecht empor (z. B. Rosa) oder hängen senkrecht herab (z. B. Prunus Avium). Sie zeigen meist kreisförmigen Querschnitt des Embryosacks: Nelumboneen! Menispermen! Cheiranthus, Cardamine, Arabis, Barbaraea, Nasturtium, Cochlearia, Draba, Alyssum, Thlaspi, Teesdalia, Iberis, Raphanistrum, Lineen! Leguminosen! Cucurbitaceen[1])! Euphorbiaceen! Ranunculaceen! Fumaria! Polygala, Vitis, Oxalis, Staphylea! Evonymus! Ilex! Prunus Avium! Amygdalus! Rosa! Pomaceen! Oleaceen. — Die so beschaffenen Formenkreise sind zwar die Minderzahl. Immerhin aber erscheint das in Bezug auf die Verticale übereinstimmende Stellungsverhältniss der Kotyledonen der Leguminosen, Cucurbitaceen und Ranunculaceen beachtenswerth genug.

Das einzige erste Blatt der embryonalen Achse monokotyledoner Gewächse stellt in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle seine Medianebene vertical. Bei allen Gräsern, deren Inflorescenzen zur Zeit der Anlegung des Embryo steil aufgerichtet sind, steht der Kotyledon zudem an der nach oben gewendeten Kante der embryonalen Achse. Bei Weitem die meisten Gräser richten ihre Inflorescenzzweige zur Zeit der Bildung der Kotyledonen noch aufrecht, wenn sie auch späterhin überneigen, wie z. B. Triticum, Secale, Sorghum. Viele lassen die Partial-Inflorescenzen zum angegebenen Zeitpunkte senkrecht abwärts hängen: mehrere Arten von Bromus, Festuca, Briza, Avena z. B. Freilich giebt es auch Gräser, deren Aehrchen bei schräg aufwärts gehender Richtung alle denkbaren Stellungsverhältnisse der Fruchtknoten und Eychen zur Horizontebene einhalten, wie z. B. Poa annua, Eragrostis megastachya, und bei denen gleichwohl die Medianebene des Kotyledon mit der des Eychens zusammenfällt. Hier mag die in Bezug auf die Kotyledonenstellung der Cucurbitaceen ausgesprochene Erwägung Platz greifen. Der Kotyledon entwickelt sich in Bezug auf das Eychen median (seine Medianebene fällt zusammen mit der des Ovulum) in aufrechten oder hängenden Eychen, lilienartiger Pflanzen, z. B. Veltheimia, Funkia, Allium. Die Fläche des Kotyledon pflegt der Medianebene des Eychens parallel zu sein bei den sogenannten horizontalen Eychen z. B. von Iris, Lilium, Tulipa, Fritillaria. Im einen wie im anderen Falle nimmt die Mediane des Kotyledon die Lothlinie in sich auf.

In voller Reinheit tritt die Beziehung der Stellung der ersten Blätter zur Lothlinie an den Embryonen der Gefässkryptogamen hervor. Bei den Polypodiaceen, Marsileaceen, Salviniaceen und Isoëteen steht die Medianebene dieses ersten Blatts stets genau vertical. Bei den Farrnkräutern ist die obere Fläche des ersten Blattes der embryonalen Achse, der oberen Fläche des Prothallium parallel, dem Zenith zugewendet. Bei den Rhizokarpeen und bei Isoëtes wird die Entwickelungsrichtung des ersten Blattes des Embryo von der zufälligen Lage der Makrospore zur Lothlinie bestimmt. Die Makrosporen von Pilularia können in jeder denkbaren Lage, auf feuchtem Sande oder Schlamme liegend, ihr Prothallium entwickeln, ausser in derjenigen, bei welchem der Scheitel der Spore, und somit das des Lichts bedürftige Prothallium nach abwärts gewendet ist. Sie nehmen auch nie ohne fremdes Zuthun eine solche Lage an: der Schwerpunkt der Spore liegt in ihrem hinteren Theile, und so richtet sie innerhalb der zähen Gallerte, welcher die aus den Früchten tretenden Sporen eingelagert sind, ihren Scheitel empor. Das erste Blatt des Embryo entwickelt sich stets der Art, dass seine die Lothlinie aufnehmende Medianebene die Spore in deren grösstem Längsdurchmesser schneidet. Dabei ist

---

1) Der Querschnitt des Embryosacks ist elliptisch, senkrecht zur Medianebene etwas in die Breite gezogen. Die Früchte der Kürbisse und Gurken liegen zur Zeit der Bildung der Kotyledonen des Embryo horizontal auf dem Boden; die Medianebenen der sämmtlichen Eychen stehen dann lothrecht. — In hängenden Kürbissen sind freilich die Flächen der Kotyledonen wagrecht gestellt: es mag die fortgesetzte Beeinflussung von Aussen eine erblich gewordene Gestaltung des Embryosacks nach sich gezogen haben.

die Rückenfläche des Blatts bei dessen Anlegung nach oben gekehrt. Bei Salvinia schwimmen während der Ausbildung des Embryo die Sporen beinahe horizontal auf dem Wasser; ihr Hinterende ist etwas tiefer eingesunken als das Vorderende; ihre Achse (ihr grösster Längsdurchmesser) ist zur Wasserfläche in sehr spitzem Winkel geneigt. Senkrecht auf der Wasserfläche steht die Medianebene des ersten sich bildenden Blattes, dessen Rückenfläche steil aufwärts geneigt steht (und später, nach dem Hervorbrechen des Embryo aus dem Prothallium, durch eine heliotropische Krümmung nach rückwärts gewendet wird, so dass die Vorderfläche des Blatts dem Himmel sich zukehrt). Bei Isoëtes, dessen erstes Blatt seine Vorderfläche, nicht seine Rückenfläche der Archegoniumendung zukehrt, steht die Medianebene dieses Blatts ebenfalls vertical; die Lage des befruchteten Archegonium an dem Prothallium, welches die auf dem Grunde des Wassers liegenden Makrospore ausfüllt, sei welche sie wolle. Nur ist, da der obere Theil des Prothallium specifisch leichter ist, stets der Scheitel der Makrospore nach oben gewendet. Bei allen diesen Gefässkryptogamen hat nie das erste Blatt der embryonalen Achsen eine Torsion nöthig, um seine obere Fläche dem Lichte zuzuwenden. — Die einander opponirten beiden ersten Blätter der embryonalen Achsen der Selaginellen stehen ohne Ausnahme seitlich, mit ihren Flächen der Verticalen parallel.

An Seitenzweigen vegetativer Achsen sind derartige unmittelbare, nicht durch die Lagenverhältnisse des Stützblatts und der tragenden Achse vermittelte Beziehungen der Stellungen des oder der ersten Blätter zur Lothlinie nur selten. Ich rechne dahin die Stellung des ersten Blatts seitlicher Achsen gegen den Horizont geneigter Sprossen zweizeilig beblätterter Papilionaceen, wie Cicer, Vicia sativa und V. Cracca. Das erste Blatt solcher Zweige entsteht stets auf deren oberster Kante. Ebenso bei Alnus glauca und glutinosa. Das einzeln stehende erste Blatt jeder Seitenachse dieser Pflanzen wird spät angelegt, relativ hoch über der Einfügung des Stützblatts und, wie es scheint, unbeeinflusst von diesem. Bei Betula alba steht das einzelne erste Blatt meist an der oberen, selten an einer schräg nach unten gekehrten Kante geneigter Zweige. Im letzteren Falle ist das Zweigstück zwischen Stützblatt und erstem Blatt des Zweigs besonders lang. — Bei den meisten Pflanzen mit schraubenliniger Blattstellung, deren Seitenachsen die Blattstellung mit einem Wirtel zweier Vorblätter beginnen, steht das dritte Blatt der Seitenachsen, welche von geneigten Zweigen nach der einen Seite abgeben, dem Zenith zugewendet, an denen der anderen Seite ihm abgewendet. So steht z. B. das erste Laubblatt der (von oben gesehen) nach links abgehenden Zweige eines wagrechten oder hängenden Asts der Rosa canina mit rechtswendigem Grundwendel der Blattstellung unten, während das der nach rechts abgehenden der oberen Längshälfte des Zweigs inserirt ist. Bei den Seitensprossen gegen den Horizont geneigter Zweige der Cassia marylandica, mit linkswendigem Grundwendel findet das gerade umgekehrte Verhältniss statt. Beeinflussungen durch eine, ausserhalb der Pflanze thätige Kraft liegen hier offenbar nicht vor. Der Entstehungsort des ersten Laubblatts der Seitenzweige wird mittelbar bestimmt durch die ungleiche Verbreiterung der Basen der Stützblätter, welche bei Rosa sowohl als bei Cassia marylandica an jedem Blatte beträchtlicher ist an der dem nächstjüngeren Blatte zugekehrten Kante, somit eine, dem Grundwendel der Blattstellung durchwegs gleichsinnige einseitige Förderung erfährt. Bei beiden lässt jedes Stützblatt an seinem in Bezug auf das Aufsteigen des Grundwendels hinteren Rande eine breitere Lücke zwischen sich und seiner Achse. Hier erscheint das erste Vorblatt der Seitenachse, also an der nach hinten gewendeten Kante dieser. Das zweite kommt dem ersten gegenüber, das dritte näher an das erste Blatt, an nach links abgehenden Seitenzweigen linkswendig beblätterter Aeste also an der oberen Längshälfte zu stehen, während es an nach links gerichteten Zweigen rechtswendig beblätterter Achsen unten steht. Daraus kann eine Antidromie der Grundwendel der nach rechts und nach links abgehenden Seitenzweige linkswendig beblätterter Aeste resultiren, welche zu der oben (S. 614) besprochenen sich gerade entgegengesetzt verhält. Das dritte Blatt nach rechts abgehender Seitenachsen steht rechts unten, dasjenige der nach links abgehenden Seitenachsen links unten. Folgen auf dieses dritte Blatt das vierte und fünfte in rascher, aufsteigender Succession, so wird der Grundwendel an den nach rechts abgehenden Zweigen linkswendig, an den nach

links gerichteten rechtswendig. So wird das auffallende doppelartige Verhalten der gegen den Horizont geneigten Auszweigungen von Prunus spinosa begreiflich. Es mag in der einen Reihe von Fällen das Verbreiterungsmaass der Vorblätter, in der anderen das der Stützblätter für die Richtung des Grundwendels der Seitenzweige eines Astes maassgebend sein.

Das hervortretendste und häufigste Beispiel der Förderung der Massenzunahme in der Richtung nach oben ist endlich das entschiedene Vorwiegen des Wachsthums vertical gestellter Achsen vor demjenigen der von der Lothlinie abgelenkten, wie es bei der sogenannten dendritischen Verzweigung ganz im Allgemeinen aufs Schlagendste sich zeigt, bei einfachst gebauten Gewächsen, wie Nitella, Dasycladus z. B. ebenso gut, wie bei Kräutern und Bäumen. Die Beobachtung zeigt, dass lediglich die Richtung der rascher und stärker wachsenden Achsen es ist, welche die Begünstigung der Entwickelung bedingt, nicht der Unterschied des morphologischen Ranges und der Zeit der Anlegung der Achsen früherer und deren späterer Ordnung. Die embryonalen Achsen sind die kräftigst sich entwickelnden bei den Gewächsen, welche diese Achsen im Beginn der Keimung lothrecht stellen und sie in dieser Stellung erhalten. Nimmt die (embryonale) Hauptachse in ihrer weiteren Entwickelung ein kriechendes Wachsthum, eine nahezu horizontale Richtung an, so wird sie von da ab in der Intensität des Wachsthums von sich vertical aufwärts krümmenden Seitenachsen übertroffen (z. B. Paris quadrifolia, Adoxa Moschatellina); selbst von lothrecht empor wachsenden Blättern (Pteris aquilina, Polypodium aureum). Die Terminalknospe einer senkrecht oder steil aufgerichteten Achse kann die fernere Entwickelungsfähigkeit aus nicht näher bekannten Ursachen für immer oder vorübergehend plötzlich verlieren: für immer etwa durch die Umbildung des Endes der Hauptachse der Inflorescenz zu einer Blüthe z. B. u. v. a. Berberis vulgaris [1]), Pyrola umbellata, Campanula rapunculoïdes, oder durch Umformung des Achsenendes zu einer Inflorescenz wie Crocus, Iris, Lilium, Adonis vernalis, Foeniculum officinale.; — zeitweilig durch Schliessung zu einer Knospe, welche zur Ruhe bis zum Eintritt der nächsten Vegetationsperiode bestimmt ist, wie etwa bei Quercus Robur, Pinus silvestris. Dann werden in der Regel diejenigen Seitenknospen stärker und rascher ausgebildet, welche der sich schliessenden Endknospe, beziehendlich dem zur Inflorescenz ausgebildeten Achsenende am nächsten, somit am höchsten stehen. Sie erhalten mehr Masse als die tiefer stehenden, sie entwickeln sich schneller als diese, was z. B. in der Beschleunigung des Aufblühens der obersten seitlichen Blüthen der Trauben mit einer Endblüthe hervortritt. (Endet eine Achse ihre Weiterentwickelung durch allmälige, von unten nach oben fortschreitende Verkümmerung, wie etwa eine Inflorescenz von Epilobium angustifolium oder Secale cereale, ein Jahrestrieb von Asclepias Cornuti, so findet eine derartige Förderung des Wachsens der höher stehenden Seitenachsen nicht statt.) — Sind die Divergenzen von der Lothlinie derjenigen Seitenachsen, welche dem seine Entwickelung plötzlich abschliessenden Achsenende nahe stehen, unter sich erheblich verschieden, so ist diejenige von ihnen im Wachsthum am stärksten begünstigt, deren Richtung am meisten der Verticalen sich nähert. Die Anlegung einer neuen Wurzelknolle einer Orchis, der Orchis militaris oder Morio z. B., fällt der Zeit nach zusammen mit derjenigen einer

1) Deren Blüthenstände während der früheren Knospenzeit aufrecht sind.

neuen Inflorescenz. Es sind in diesem Momente mehrere Seitenknospen am unteren Ende des Sprosses vorhanden, welcher sein Ende zu einem Blüthenstand umzubilden beginnt. Die oberen 1—3 derselben stehen auf dem schlank kegelförmigen Theile des Sprosses; ihre Achsen divergiren von der Lothlinie in offenen Winkeln. Eine tiefer stehende Knospe ist durch starke Verdickung des tragenden Sprosses mit ihrer Längsachse ziemlich genau vertical gerichtet. Sie wird die Blattknospe der einzigen neu sich bildenden Knolle, oder doch der stärksten unter mehreren. — Noch auffälliger ist die Förderung der vertical gestellten oder vertical sich richtenden unter den bis dahin ruhenden Seitenknospen eines Baumwipfels oder eines Strauches, dessen Aeste durch Zufälligkeiten (durch Menschenhand, Thierbiss, Windbruch z. B.) stark eingestutzt wurden. Die senkrecht aufwärts wachsenden Knospen allein entwickeln sich zu den kräftigen Sprossen, welche Lohden oder Wasserschosse genannt werden. Ruhende Knospenanlagen, welche an den abwärts gewendeten Längshälften stark geneigter Zweige stehen, treiben kaum je aus.

Wird das wachsende Ende einer verticalen Achse gewaltsam zerstört, so wird die nächst tiefer stehende der vorhandenen Seitenachsen im Wachsthum gefördert. Zu ihr gelangt der grösste Theil der aufwärts wandernden Substanz, welche bisher beim Wachsen des Endes der verticalen Achse verbraucht wurde. Ihre Erstarkung steigert die in ihr vorhandene Gewebespannung, und damit ihr Vermögen zu geocentrischer Aufwärtskrümmung. Sie nähert ihre Richtung mehr oder weniger der Verticalen, und kommt so auf doppelte Weise vor allen übrigen Sprossen des Individuums in Vorzug. Wird z. B. eine Abietinee, die in kräftigem Längenwuchse steht, ihres äussersten Wipfels beraubt, so ersetzt sie den Verlust auf dem angegebenen Wege. Der Process wird begünstigt und beschleunigt, wenn die der Bruchfläche nächste Seitenachse durch Anbinden in senkrechte Richtung gebracht wird: ein von Gärtnern häufig angewendetes Verfahren. Stehen mehrere Seitenachsen der Verletzungsstelle gleich nahe, so kann der Baum, durch gleichmässige Entwickelung aller dieser, mehrwipfelig werden: bei Edeltannen ein ziemlich häufiger Fall [1]).

Es giebt Bäume, deren sämmtliche Sprossenden, auch das des Gipfeltriebs, übergeneigt sind: so Fagus sylvatica, die mehrjährigen Individuen ziemlich aller Arten von Cupressus, Juniperus, Thuja. Die lothrechte Aufrichtung der Hauptachse tritt erst in der zweiten oder dritten Vegetationsperiode des jeweils jüngsten Stücks derselben ein, und mit dieser Aufrichtung beginnt die Förderung des Dickenwachsthums, welches auch solchen Pflanzen einen baumartigen Wuchs verleiht.

Auch diese Begünstigung des Wachsthums von eine bestimmte Beziehung zur Lothlinie einhaltenden Bildungen äussert sich in zweierlei Weise. Während in den bisher erwähnten Fällen die Förderung der Massenzunahme in der Richtung zenithwärts erfolgt, geschieht sie bei Wurzeln in entgegengesetzter Richtung. In einem Wurzelauszweigungssysteme ist die senkrecht abwärts gerichtete Wurzel die rascher und stärker wachsende. Die Intensität des Wachsthums nimmt ab, je mehr die Richtung einer Wurzel eines solchen Systems der horizontalen sich nähert. Nicht allein überwiegt das Wachsthum einer senkrechten Hauptwurzel

1) Eine Anzahl Beispiele sind durch Kunze gesammelt worden: Flora 1851, p. 14.

das ihrer Seitenwurzeln; sondern auch unter Wurzeln gleicher Dignität nehmen diejenigen rascher und stärker an Masse zu, deren Längsachsen mit der Lothlinie minder offene Winkel bilden; dies zeigen z. B. die rübenförmigen Wurzeln der Zwiebeln von Oxalis tetraphylla, die Wurzeln solcher Pflanzen des Rumex obtusifolius, deren Hauptwurzel durch einen Zufall zerstört ward. Senkrecht abgehende Seitenwurzeln stark von der Lothlinie divergirender Wurzeln von Pandanus graminifolius, Aspidium filix mas übertreffen gemeinhin die relative Hauptwurzel an Längen- und Dickenwachsthum.

§ 24.

Beeinflussung der Gestaltung des Pflanzenkörpers durch die Beleuchtung.

Nicht allein auf die Richtung ausgewachsener oder auf der letzten Stufe des Wachsthums stehender Pflanzentheile hat das Licht dadurch Einfluss, dass seine Einwirkung die Spannungszustände der Gewebe dieser Theile modificirt, sondern es wird auch in zahlreichen Fällen durch dasselbe die Form in den frühesten Stadien der Entwickelung begriffener Pflanzentheile wesentlich mitbestimmt. Und zwar in zweierlei Weise: es findet eine stärkere Zunahme der Masse des wachsenden Pflanzentheils entweder an derjenigen Seite desselben statt, welche das meiste, oder an derjenigen, welche das wenigste Licht empfängt.

Auch diese doppelartige Beziehung zum Lichte, wie die zum Zuge der Schwerkraft, tritt an den Plasmodien von Myxomyceten periodisch wechselnd in die Erscheinung.

Die Plasmodien des Aethalium septicum zeigen besonders deutlich einen periodischen Wechsel dieser beiderlei Beeinflussungen der in Bewegung begriffenen Masse des wachsenden Pflanzenkörpers durch das Licht. In frühen Entwickelungszuständen wandern sie meistens vom Lichte hinweg. An dem minder intensiv beleuchteten Rande eines Plasmodium, welches nur von einer Seite her Licht empfängt, häuft sich die hin- und zurückströmende Masse vorzugsweise an. Es beruht zum grossen Theil auf diesem Umstande, dass junge Plasmodien nur im Innern des Substrats angetroffen werden (zum kleinen Theil auch darauf, dass über die Oberfläche desselben tretende unter gewöhnlichen Umständen bald austrocknen). Aber dieses Verhältniss setzt zeitweilig in das umgekehrte um. Lässt man solche Plasmodien auf einer genau horizontalen Unterlage sich entwickeln, welche in einem Raume mit opaken, dunklen Wänden sich befindet, der nur von einer Seite her durch einen schmalen Spalt in spitzen Winkeln einfallendes Licht empfängt, so wandern die Plasmodien bald nach dem Spalte hin, durch welchen das Licht einfällt, bald von ihm hinweg. Ein und dasselbe Plasmodium kehrt die Richtung seines Fortkriechens bald in kurzen (weniger als einstündigen) Fristen um, bald hält es mehrere Stunden lang dieselbe Richtung ein. Die dem Versuche unterworfenen Plasmodien bewegen sich so gut als ausschliesslich auf dem schmalen beleuchteten Streifen der Unterlage; sehr selten schlägt eines eine Richtung ein, welche von derjenigen der einfallenden Lichtstrahlen dauernd divergirt.

Der Versuch lässt sich leicht in folgender Weise anstellen: ein Blechkasten mit genau schliessendem Deckel, innen geschwärzten Wänden, etwa 30 CM. breit, 50 CM. lang, 10 CM. hoch, erhält in die eine schmale Seitenwand einen 5 Mill. breiten Spalt eingeschnitten, auf welchen eine Glasplatte gekittet wird. Dieser Spalt wird gegen das Fenster gekehrt. Der Boden des Kastens ist mit einer Schicht nassen grauen Löschpapiers bedeckt, auf welches, innerhalb des vom Lichte getroffenen Streifens, Stücke der Gerberlohe gelegt werden, denen Plas-

modien anhaften. Nachdem die Plasmodien auf das Papier herabgekrochen sind, werden die Lohestücke entfernt. Zur Beobachtung der Lage der Plasmodien wird der Deckel des Kastens auf kurze Zeit geöffnet. — Die Beweglichkeit der auf dem Papier umherkriechenden Plasmodien erhält sich unter solchen Umständen mehrere Tage lang.

Der Fall ist im Uebrigen ziemlich selten, dass die von der intensivsten Beleuchtung getroffene Seite eines sehr jugendlichen, wachsenden Pflanzentheils in der Massenzunahme relativ gehemmt, dass die mindest beleuchtete Seite im Wachsthum gefördert wird. Er findet sich z. B. an den äussersten Spitzen wachsender Zweige der Hedera Helix, die stets gegen den Lichtquell concav gekrümmt sind, in Folge stärkerer Verlängerung der mindest beleuchteten Seite. — Ferner bleiben die Blätter der oberen, vorzugsweise beleuchteten Seite der Stängel der vierzeilig beblätterten Selaginellen weit kleiner, als die der unteren Seite. Lässt man Selaginella hortensis in völliger Dunkelheit vegetiren (sie verträgt einen mehrmonatlichen Aufenthalt in solcher), so bleibt die Grösse der bei Lichtausschluss entwickelten Oberblätter weit minder hinter derjenigen der Unterblätter zurück; auch stehen beide sparrig vom Stängel ab, dem sie, bei Entwickelung im Lichte, angedrückt sind.

In sehr geringem Maasse, aber mit auffallendem Effect vollzieht sich ein analoger Vorgang bei der Drehung der Blüthenstiele der Papilionaceen mit hängenden Trauben, z. B. Cytisus Laburnum und alpinus, Robinia hispida und Pseudacacia. Im frühen Knospenzustand sind die Inflorescenzen dieser Pflanzen aufrecht; die einzelnen Blattgebilde der Blumen werden in gewohnter Stellung, die Fahne gegen die Achse der Inflorescenz gewendet, angelegt. Erst zu der Zeit, in welcher die Blumenblätter sich zu färben beginnen, wird die Inflorescenzachse hängend, indem ihr bei der letzten Streckung schlaffer werdendes Gewebe dem Zuge der sie belastenden Blüthen passiv folgt. Kurz vor dem Aufblühen (bei Robinia hispida oft erst während desselben), macht jeder Blüthenstiel eine halbe Drehung um die eigene Achse, durch welche die Fahne nach oben, das Schiffchen nach unten gerichtet wird. Diese Torsion orientirt sich nach der Richtung intensivster Beleuchtung. Sie ist gegenwendig in den beiden Hälften eines einseitig beleuchteten Blüthenstandes, welche rechts und links von der Ebene der einfallenden Lichtstrahlen liegen; in der (vom Lichtquell aus gesehenen) rechten Längshälfte meist linkswendig, und umgekehrt. Die Torsion erfolgt, während der Blüthenstiel noch in die Länge wächst, offenbar in Folge einer Verminderung der Expansion der Gewebe der stärker beleuchteten Seite, über welche das, zur Achse tangentalschiefe Streckungsstreben der beschatteten Längshälfte die Oberhand erhält. — Inflorescenzen, welche nicht dauernd einseitiges Licht empfangen, drehen ihre Blüthenstiele ziemlich regellos; je nach der (zu verschiedenen Tageszeiten verschiedenen) Richtung der stärksten Beleuchtung während eines bestimmten Entwickelungszustands der, successiv sich ausbildenden Stiele. — Bei der Drehung der Fruchtknoten der Ophrydeen, der Blüthenstiele der Neottia ovata und N. nidus avis finden völlig analoge Verhältnisse statt. In Dunkelheit, selbst in sehr gemindertem Lichte unterbleibt die Drehung (der Fruchtknoten von Orchis Morio).

Um so verbreiterter ist die Förderung der Massenzunahme an der intensivst beleuchteten Seite des wachsenden Theiles. Hierher gehören die meisten Fälle des negativen Heliotropismus: sie treten an Theilen auf, welche noch im raschen und intensiven Wachsthum begriffen sind: so z. B. die gegen das Licht convexe Krümmung der Fruchtstiele der Linaria Cymbalaria — sie erfolgt während einer Verlängerung des Stiels auf mindestens das Dreifache der bisherigen Länge, — die Anpressung an opake Körper der Stängel von Marchantieen, von Hedera, der Prothallien von Farrnkräutern; die Abwendung vom Lichte der Spitzen wach-

sender Wurzeln. Der Effect der einseitigen Förderung der Massenzunahme tritt hier hauptsächlich als Aenderung der Richtung zu Tage; nur der Umriss des Längendurchschnitts, nicht der des Querdurchschnitts des Pflanzentheils wird erheblich geändert, analog dem Verhalten von Pflanzentheilen bei activen oder passiven geocentrischen Krümmungen. Neben diesen giebt es aber eine Reihe von Wachsthumsvorgängen, die in ähnlicher Weise durch das Licht beeinflusst werden, wie dies bei der einseitigen Förderung der Verdickung von der Lothlinie abgelenkter Zweige der Kastanie oder der Aristolochia Clematitis durch die Schwerkraft geschieht: bei denen eine sehr erhebliche Steigerung auch des Dickenwachsthums der stärker beleuchteten Seite statt findet.

Die Fruchtkapseln mehrerer Laubmoose wachsen an der stärkst beleuchteten Seite nach allen Dimensionen viel beträchtlicher, als an der entgegengesetzten. Sie erhalten hier bei den Buxbaumien einen kropfartigen Auswuchs und neigen ihre Spitze gegen die Schattenseite. Bei den Polytrichineen finden ähnliche Verhältnisse statt, nur nicht ganz so hoch gesteigert[1]). Die Buxbaumien und Catharinea undulata, deren gewohnte Standorte — Waldränder und steile Böschungen — stets einseitig intensivere Beleuchtung empfangen, zeigen diese Erscheinungen constant. Die auf freien Standorten vorkommenden Polytrichen dagegen, wie P. juniperinum, bilden nur bei einseitiger Beschattung die Kapseln auffallend ungleich aus. — Die Blätter aller oberirdisch sich ausbildenden Laubknospen des Vaccinium Myrtillus werden in zweizeiliger Anordnung angelegt. Die beiden, den Seitenkanten der stets von der Lothlinie abgelenkten Knospenachsen eingefügten Blattzeilen convergiren gegen den Zenith (was auf jedem Querdurchschnitt einer oberirdischen Knospe deutlich zu sehen ist); — in der Zeitfrist zwischen der Anlegung zweier consecutiver Blätter der nämlichen Längszeile wird die obere, von intensiverem Lichte getroffene Längshälfte der Achse stärker verdickt, als die untere. Die zweizeiligen Blätter bilden sich ungleichhälftig aus: die hintere, in der Knospenlage nach oben gekehrte Blatthälfte ist die grössere. Alle diese Verhältnisse stimmen überein mit den, unter dem Einflusse der Schwerkraft eintretenden Erscheinungen der Förderung des Wachsthums aufwärts. Sie kommen aber bei Vaccinium Myrtillus nur durch den Einfluss der Beleuchtung zu Stande. Die Heidelbeere entwickelt, aus den Achseln von Schuppenblättern unter dem Boden verlaufender basilarer Stücke von Sprossen, auch unterirdische Knospen, deren Achsen in jeder Richtung, senkrecht abwärts, abwärts oder aufwärts geneigt, oder horizontal, ihre Entwickelung beginnen und bis zu einer Länge von 10—15 CM. fortsetzen, um dann erst aufwärts sich zu krümmen und endlich über die Bodenfläche zu treten. Soweit die Blätter dieser Sprossen unter der Bodenfläche, also vom Lichte unbeeinflusst, angelegt sind, entstehen sie in nach den Divergenzen $^2/_5$ oder $^3/_8$ geordneter Aufeinanderfolge. Sie sind gleichhälftig ausgebildet, was besonders deutlich an den ergrünenden, lederartig derb und glänzend werdenden solchen Blättern der aus Licht gelangenden Sprossen hervortritt. Entwickelt sich ein derartiger Spross im Lichte weiter, so ordnen sich die Blätter zweizeilig, welche er von da ab anlegt; auch bilden sie sich ungleichhälftig aus.

Gleichartige Erscheinungen zeigt Polygonum Sieboldii. Die stattliche Pflanze perennirt durch unterirdische Knospen. Die unter der Erde angelegten Blätter aller Achsen, der vertical aufgerichteten, wie der gegen den Horizont geneigten oder in horizontaler Richtung sich entwickelnden, stehen nach der Divergenz $^2/_5$. Die untersten Laubblätter der im Frühling über den Boden sich erhebenden Sprossen, Blätter welche in völliger Dunkelheit angelegt und erheblich weit ausgebildet wurden, halten danernd diese Stellung ein. Die am Lichte angelegten Blätter der bis zum Herbst in die Länge wachsenden und eine Vielzahl von Blättern hervorbringenden Sprossen, sowie alle ihre oberirdisch angelegten Seitenzweige sind dagegen zweizeilig beblättert; die Blätter sind in derselben Weise auf die untere Längshälfte der sich

1) Wichura, in Pringsheim's Jahrb. 2, p. 194.

überneigenden Stängel zusammen gerückt, wie bei Vaccinium Myrtillus oder bei Castanea vesca.

Unter den nämlichen Gesichtspunkt fällt das Zweizeiligwerden der Beblätterung der negativ heliotropischen Stämmchen von Fissidens und Schistostega am Tageslichte, deren unter dem Boden angelegte Blätter dreizeilig stehen (S. 140). Bei Blasia pusilla geht die Förderung der Verbreiterung der oberen, dem Lichte zugekehrten Längshälfte der stark negativ heliotropischen Stängel so weit, dass die beiden dieser Längshälfte inserirten Zeilen von Blättern dem Seitenrande des platten, bandförmigen Stängels eingefügt erscheinen, und die ursprünglichen Seitenkanten des Stängels, die Linien, welche durch die Mitten zwischen den Längszeilen der Ober- und der Unterblätter gehen, auf die untere Fläche des Stängels gerückt sind[1]). Dasselbe Verhältniss ist bei den Marchantieen bis zum Unterbleiben der Bildung der Oberblätter gesteigert, deren Rudimente nur bei Marchantia polymorpha als Schüppchen des Randes sich finden, anderen Formen aber gänzlich fehlen, so dass diese nur zwei Reihen von (chlorophyllarmen, schuppig-häutigen) Unterblättern besitzen[2]).

Die (transitorische) Ausbildung der Zweige mehrerer neuholländischer Acacien (wie A. rostellifera Benth., longifolia Willd.) zur platten Bandform ist dem analog. In der jungen Knospe ist der Querschnitt der Achse isodiametrisch dreieckig (Fig. 150, S. 521); der Querschnitt der embryonalen Achse ist kreisrund. Die Phyllodien (Blattstiele), welche in zur Stammachse radialen Ebenen ganz vorzugsweise sich verbreitern, stellen ihre Flächen, wo nöthig durch Torsionen ihrer Basen, senkrecht zur Richtung intensivster Beleuchtung. In derselben Richtung verbreitert sich der Stängel, während der Entfaltung der noch der Div. $^2/_5$ gestellten Blätter, bei den genannten Formen weit überwiegend. Sein Querschnitt bleibt zwar stets dreieckig, aber der grösste Durchmesser dieses sehr stumpfwinklig werdenden Dreiecks ist zu der Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrecht. Die Achse ist, soweit sie in der letzten Streckung begriffen ist, von entschieden abgeplatteter Form; die Blätter sind nach den Seitenkanten hin gerückt, mit Ausnahme solcher, die zufällig genau in der Ebene stärkster Beleuchtung dem Stängel inserirt sind. Lässt man Acacia longifolia unter einseitiger Beleuchtung um eine verticale Achse rotirend wachsen, so ist der Querschnitt der während des Experiments sich entwickelnden jungen Zweige isodiametrisch. — An den älteren Theilen der Zweige wird die Abplattung verwischt, indem der dreieckige Holzring durch örtliche Steigerung der cambrialen Thätigkeit sich zum Cylinder abrundet.

Die im Alter blattlosen neusee- und neuholländischen Genisteen und Loteen, wie Bossiaea alata, Carmichaelia australis zeigen ähnliche Verhältnisse in weit schärferer Ausprägung. Die embryonalen Achsen (welche meistens zeitig absterben) von Bossiaea alata R. Br. ordnen ihre Blätter nach $^2/_5$. die Nebenachsen dieser stellen die Blätter zweizeilig. Diese Achsen sind zunächst von fast kreisrundem Querschnitt. Weiterhin aber stellen sie durch Torsion der Medianebenen die Blattzeilen senkrecht zur stärksten Beleuchtung, und von da ab beginnt eine Förderung des Breitenwachsthums in eben dieser Richtung, wodurch endlich die Breite der, ihre Blätter verkümmern lassenden Achsen zweiter und folgender Ordnungen auf das 10- bis 12fache der Dicke gebracht wird. Carmichaelia australis ordnet nur die ersten drei oder fünf Blätter ihrer embryonalen Achse zu einem Umgang oder einem Abschnitt der $^2/_5$ Stellung. Dann beginnt die Verbreiterung des weiter wachsenden Endes der Achse in einer, zur Richtung der stärksten Beleuchtung senkrechten Ebene. Von da ab wird die Blattstellung zweizeilig, und es gestaltet sich der obere Theil der embryonalen Achse zu einem bandförmigen Körper, dessen Breite die Dicke um das achtfache etwa übertrifft. Alle Achsen zweiter und folgender Ordnungen sind platt, stellen ihre Blätter in transversaler Distichie. — Die aufrechten platten Achsen aller dieser Leguminosen zeigen sich in jedem Gewächshaus mit ihren Flächen dem seitlich einfallenden

---

1) Hofmeister, vergl. Unters. p. 25.

2) Dass zwei Reihen von Unterblättern vorhanden sind, nicht eine einzige, deren Einzelblätter später in zwei Hälften zerreissen, wie bei den Riccien, davon überzeugt man sich leicht an unter Wasser gewachsenen, linearen Sprossen der Fegatella conica.

Lichte zugewendet. Aeltere Pflanzen lassen sämmtliche Zweigenden überhängen. Da von oben her auch den Gewächshauspflanzen das meiste Licht zukommt, sind an solchen die Achsenflächen zenithwärts gekehrt.

Der denkenden Naturbetrachtung ist es unabweisbares Bedürfniss, eine Vorstellung über die Mechanik der Beeinflussung sich zu bilden, welche die Schwerkraft und die Beleuchtung in unter sich so ähnlicher, und beide in doppelartiger, bald hemmender, bald fördernder Weise auf die Gestaltung wachsender Pflanzentheile üben. Der Versuch zur Bildung einer solchen Vorstellung ist bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse nothwendig auf Hypothesen angewiesen, welche auf nur wenige leitende Thatsachen sich gründen.

Das in wachsenden Pflanzentheilen angehäufte Protoplasma, von welchem die Zellmembranen der Vegetationspunkte vielzelliger Pflanzen in Bezug auf Verschiebbarkeit der Theilchen, auf Plasticität und Starrheit, auf Dehnbarkeit und Elasticität nur quantitativ verschieden sind, ist ein Gemenge nicht mischbarer Substanzen von verschiedener Dichtigkeit. Die keinem genauer untersuchten Protoplasma fehlenden Tropfen fetten Oeles sind specifisch leichter, die Lösungs- und Quellungszustände von eyweissartigen Stoffen und von Kohlenhydraten sind specifisch schwerer als Wasser. Ist die Masse der Tropfen fetten Oeles ein nicht sehr grosser Bruchtheil der Masse eines Protoplasma, und sind zugleich die wasserhaltigen Gemengtheile desselben relativ wasserreich (und somit relativ dünnflüssig), so werden die Oeltropfen das Bestreben haben, empor zu steigen, und sich, nebst ihnen adhärirenden wasserhaltigen Gemengtheilen des Protoplasma an den höchsten erreichbaren Stellen anzuhäufen. Die Masse des Protoplasma wird aufwärts wandern, soweit es die relative Starrheit ihrer Hüllen oder ihrer peripherischen Theile erlaubt. Der Vorgang lässt sich folgendermaassen versinnlichen: Man bringe mittelst einer Pipette eine Quantität einer Emulsion aus fettem Oele und gefärbter Zuckerlösung auf den Boden eines tiefen, mit Wasser gefüllten Glasgefässes. Ein grosser Theil des Tropfens der Emulsion steigt sofort empor und breitet sich auf der Oberfläche des Wassers nur mässig aus. Er behält planconvexe Linsenform. Langsam nur senken sich während seines Aufsteigens und seines Obenaufschwimmens fädliche Strömchen der gefärbten Zuckerlösung auf den Boden des Gefässes. Die kleinen Oeltropfen halten ihnen adhärirende Schichten der Zuckerlösung mehrere Tage lang auf der Oberfläche des Wassers fest. — Wenn dagegen die Fetttropfen einen vorwiegenden Gemengtheil der Masse bilden, oder wenn die wasserhaltige Substanz, welcher sie eingestreut sind, relativ wasserarm und zähe flüssig, in ihren Theilchen nur schwer verschiebbar ist, so ist das Aufsteigen der Oeltropfen gehindert. Bringt man einen Tropfen einer Emulsion von Oel und sehr concentrirter Zuckerlösung auf den Flüssigkeitsspiegel eines mit Oel gefüllten Gefässes, so sinkt er zu Boden: die specifisch schwerere Zuckerlösung reisst eingeschlossene Oeltropfen mit abwärts, und diese vermögen während vieltägigen Eingeschlossenseins in der zähen Zuckerlösung nicht, aus ihr sich zu befreien. Ein Protoplasma, welches sehr reich an Fetttropfen, oder welches relativ wasserarm ist, wird dem Zuge der Schwere passiv folgen.

Eine derartige Anhäufung der Substanz im oberen oder unteren Theile einer Protoplasmamasse wird auch dann erfolgen können, wenn dieselbe eigenartige Strömungsbewegungen in constanten oder in wechselnden Richtungen besitzt.

Bei Strömung in constanter Bahn wird jeweilig eine grössere Menge des Protoplasma in der Region verweilen, nach welcher hin der Einfluss der Schwerkraft die Partikel des Protoplasma dirigirt. Bei Strömung in wechselnden Richtungen wird eine geringere Quantität des Protoplasma aus dieser Region hinweg, als ihr zugeführt werden. Bewegliches Protoplasma ist in Bezug auf seinen Wassergehalt nachweislich grossen Schwankungen unterworfen. Dies macht es erklärlich, wie eine und dieselbe Masse solchen Protoplasmas, ein Plasmodium von Aethalium z. B. zeitweilig auf seiner Unterlage abwärts rückt, und zeitweilig an derselben empor steigt. — Auch auf die Ortsveränderungen eines Protoplasma, welches in den Höhlungen mehrerer, einander benachbarter Zellen eingeschlossen ist, finden diese Erwägungen Anwendung. In den Richtungen, nach welchen der Einfluss der Schwerkraft die Ortsveränderung der Protoplasmatheilchen fördert, werden diese vorzugsweise die Zellwandungen durchwandern; es wird sich das Protoplasma in der höchsten oder in der tiefsten Gegend des aus Zellgewebe bestehenden Pflanzentheils ansammeln, und diese Ansammlung wird zur Massenzunahme, zum Wachsen der betreffenden Gegend führen. Das Protoplasma in den Zellen der jugendlichsten Neubildungen, der intensivst wachsenden Regionen der Vegetationspunkte ist wasserärmer, relativ fettreicher, als das etwas weiter ausgebildeter, immer noch wachsender Theile der nämlichen Pflanze. In jenen enthält es keine oder kleine Vacuolen, in diesen grössere; in jenen ist es sichtlich dichter, stärker lichtbrechend, als in diesen. Diese Thatsache stimmt überein mit der Wahrnehmung, dass das Wachsthum der jugendlichsten Neubildungen in der Richtung nach Unten gefördert zu sein pflegt, während die Volumenzunahme etwas weiter entwickelter Theile gemeinhin eine Begünstigung in der Richtung nach oben erfährt.

Die Einwirkung des Lichtes auf wachsende und ausgewachsene, aber in voller Vegetation stehende Pflanzentheile mindert deren Wassergehalt; sie bewirkt eine relative Zunahme der festen Substanz, von welcher in der Volumeneinheit in den beleuchteten Theilen eine grössere Quantität sich findet, als in den beschatteten. Die Beleuchtung verringert die Capacität der pflanzlichen Gewebe, der Zellmembranen und mittelbar (oder unmittelbar) der Zellenräume zur Wasseraufnahme. Trifft einseitige Beleuchtung einen Pflanzentheil, in welchem zur Zeit sehr geringe oder gar keine Zunahme der festen Substanz stattfindet; — ein ausgewachsenes oder im letzten Stadium der Streckung begriffenes Gebilde, oder die im langsamen Wachsen begriffene Spitze eines Sprosses der Hedera Helix z. B., so ist der Erfolg eine Incurvation der beleuchteten Seite gegen das Licht. Die Dehnbarkeit der passiv gestreckten und die Expansion der Schwellgewebe dieser Seite wird in stärkerem Maasse durch das Licht verringert, als die der beschatteten Seite, und so erhält das Ausdehnungsstreben dieser das Uebergewicht. Einen anderen Erfolg hat die einseitige Beleuchtung sehr intensiv wachsender Sprossungen vieler Pflanzen. In dem vorzugsweise vom Licht getroffenen Gewebe häuft das, von anderen Theilen der Pflanze her dem wachsenden Theile zugeführte Baumaterial seine feste Substanz vorzugsweise an. Hier werden die Zellwände dicker, der Zelleninhalt concentrirter; öfter als im minder beleuchteten Gewebe erfolgt Fächerung der Zellen durch Scheidewände. Schon der erste Beginn der Streckung der Zellmembranen des Gewebes der vorzugsweise beleuchteten Hälfte des wachsenden Gebildes macht das Volumen desselben über das der anderen Hälfte überwiegen.

Man kann sich vorstellen, dass die beginnende Streckung eines Theils des stärker beleuchteten Gewebes das noch im Zustande der lebhaftesten Zellvermehrung befindliche solche Gewebe gewaltsam dehne, und so es zur Aufnahme noch grösserer Massen des zuströmenden Baumaterials befähige.

Wenn innerhalb eines, dem Einflusse der Schwerkraft unterworfenen plastischen Körpers eine emportreibende Kraft wirkt, deren Intensität am Orte grösster Massenanhäufung am beträchtlichsten ist, so muss dieser Körper nothwendig die Form eines Paraboloïds annehmen. Treten in verschiedenen Theilen des Körpers zu verschiedenen Zeiten Schwankungen der Intensität der empor treibenden Kraft ein, so wird, wenn während einer Abnahme des Aufwärtsstrebens der Masse der Scheitelregion des Paraboloïds unmittelbar unter dem apicalen Theile das Aufwärtsstreben fortdauert, oder wenn während gleichbleibender Intensität dieses Strebens dort dieselbe hier sich steigert, ein Theil der Masse als laterale Sprossung über den Umfang des Körpers seitlich hervortreten: ein Ringwall, wenn in der ganzen Scheitelregion die emportreibende Kraft erlahmt und wenn die ganze Zone unter ihr im Emporstreben constant bleibt oder sich steigert; eine oder mehrere seitliche Hervorragungen, wenn dieser oder jener Vorgang auf einen eng umgränzten Ort sich beschränkt.

Der neu angelegten seitlichen Sprossung wird so lange vorzugsweise fernere Masse zugeführt, als die oberhalb ihrer Insertion stehende Region des Körpers in der Energie des Emporstrebens hinter ihrer Einfügungszone zurück bleibt; sie wird rascher wachsen, als der apicale Theil des Körpers. Die Achse solcher seitlicher Protuberanzen divergirt im ersten Anfange nothwendig von der Lothlinie. Ob sie diese Richtung dauernd einhält, oder ob sie bei weiterer Entwickelung aufwärts oder abwärts sich krümmt, wird abhängen von dem Verhältniss der in ihr thätigen emportreibenden Kraft zu dem Zuge, welchen die Schwerkraft auf ihre Masse übt. Im Allgemeinen wird die Achse der Protuberanz im Beginne des Hervortretens mit der Lothlinie einen spitzeren Winkel bilden, als während der weiteren Verlängerung derselben. Die Sprossungen erster Ordnung des plastischen Körpers können in derselben Weise, in welcher sie entstanden, Sprossungen weiterer Ordnungen bilden.

Erscheinungen, welche allen diesen Voraussetzungen entsprechen, lassen sich an den pastösen Plasmodien gewisser Myxomyceten deutlich erkennen. Ueberträgt man ein, etwa 1 □ CM. grosses oder grösseres der, nach allen aufwärts gehenden Richtungen zierlich stacheligen Plasmodien der Stemonitis fusca oder oblonga auf eine feuchte Porzellanplatte, so wird durch den unvermeidlichen mechanischen Eingriff in die Structur desselben seine eigenartige Gestaltung vorübergehend aufgehoben; es nimmt die Gestalt eines Tropfens einer zähen Flüssigkeit auf wagerechter Unterlage an (S. 26). Schon nach einigen Minuten treten auf der Scheitelregion des Tropfens flache Protuberanzen hervor, die rasch an Länge und Schlankheit zunehmen, während weiter abwärts andere Protuberanzen in Vielzahl entstehen, langsamer sich verlängernd. Ist eine Protuberanz genau apical, so entwickelt sie sich zu einem senkrecht gestellten, schlanken Paraboloïd. Die lateralen sind um so stärker gegen den Horizont geneigt, je weiter abwärts sie entstehen. Die meisten Hervorragungen bilden seitliche Sprossungen; die dem Scheitel näheren in grösserer Zahl und in öfterer Wiederholung, als die der Basis näheren. Während dieser Aufwärtswanderungen der Substanz nimmt die

Grundfläche des Plasmodium an Umfang ab. Das Plasmodium erhält binnen etwa einer Stunde aufs Neue die Gestalt eines mit verzweigten kurzen Weichstacheln besetzten Klumpens, dessen Höhe viel beträchtlicher ist, als die des gestaltlosen Tropfens es war. Bisweilen erreicht die Höhe des ganzen Gebildes die Hälfte des grössten Querdurchmessers desselben. — Dünnflüssigere Plasmodien, wie die Jugendzustände derer von Didymium und Aethalium, vermögen nicht, über ihre Unterlagen sich beträchtlich zu erheben. Sie zeigen aber während jeder Periode des Wanderns nach einer (bevorzugten) Hauptrichtung, ähnlich wie die der Stemoniten, eine dendritische Gestaltung; wenn auch die Enden der beinahe durchgehends in einer Ebene liegenden Sprossungen sich häufig begegnen und verschmelzen, Anastomosen bildend, deren Zahl diejenige der freien Astenden übertrifft.

Die Hautschicht in lebhafter Gestaltänderung begriffener Plasmodien ist der inneren Masse so sehr ähnlich; von solcher Weichheit, Dehnbarkeit, Wasserhaltigkeit, dabei so dünn, dass bis zum Erweis des Gegentheils ein von der Hauptmasse wesentlich differentes Gestaltungsstreben ihr nicht beigemessen werden darf. Fliesst sie doch, beim Einziehen vorhanden gewesener Auszweigungen, oft auch wenn sie in ziemlicher Dicke ausgebildet gewesen war, nachträglich — etwas später als die von ihr umhüllte körnige Masse —, in den Hauptkörper des Plasmodium zurück (S. 24). Wird sie von älteren Plasmodien als protoplasmaleere, wassererfüllte Röhre zurück gelassen, so strömt zwar bisweilen bewegliches Protoplasma wieder in den Hohlraum ein. Es wurde aber nie beobachtet, dass die Seitenwand einer solchen aufs Neue gefüllten Röhre neue Auszweigungen des Plasmodium hervorbrachte.

Die Wachsthumserscheinungen der Gewächse, deren Protoplasma auch an den Stellen raschester Wanderung in stetiger Richtung, in den Vegetationspunkten, von festen, elastischen Membranen umhüllt ist, unterscheiden sich schon dadurch von den Gestaltveränderungen der Plasmodien, dass alle Gestaltänderung nothwendig auch Volumenzunahme ist; dass die einmal angelegten Theile bleiben; dass sie zwar nachträglich weiter wachsen, aber nicht sich verkleinern oder sofort wieder verschwinden können. Die membranöse Hülle, welche als integrirender Theil zum wachsenden Pflanzenkörper hinzutritt, zeigt das Auftreten von Wachsthumserscheinungen, welche denen der Aussenflächen der Plasmodien ähnlich sind. Diese Wachsthumserscheinungen der Membranen können nicht als Gegensatz zu denen des umhüllten Protoplasma aufgefasst werden. Es ist kein Grund vorhanden, vorauszusetzen, dass die Ursachen, welche örtliche Massenanhäufungen des bildungsfähigen Zelleninhalts bewirken, nicht auch Volumen- und Massenzunahme der umhüllenden Zellhäute zur Folge haben; kein Grund liegt vor, anzunehmen, dass das Wachsthum der Zellenpflanzen lediglich auf einer Zunahme der Flächenausdehnung der Zellmembranen beruhe. Aber die grosse Regelmässigkeit der inneren Structur, welche auch an den eben neu gebildeten Membranen in der beiderseitig scharfen Begränzung der Flächen, an den noch sehr jungen Zellhäuten in dem Auftreten der doppelten Lichtbrechung sich zu erkennen giebt, sowie die im Vergleich zum Protoplasma viel complicirtere moleculare Constitution der Zellhäute, wie sie aus den verwickelten Erscheinungen des Dickenwachsthums vieler derselben erschlossen werden muss; endlich die relativ grössere Starrheit und Festigkeit auch der jüngsten Zellstoffmembranen, welche in diesen Eigenschaften

auch dem zähesten Protoplasma weit überlegen sind, — dies Alles lässt erwarten, dass die neuen Wachsthumsrichtungen an einem von Zellhäuten umschlossenen Pflanzenkörper in regelmässigerer räumlicher Vertheilung, in bestimmteren, gleichmässiger umgränzten Zeitfristen hervortreten werden, als an nackten Protoplasmamassen; dass die Umhüllung eines wachsenden Pflanzentheils durch feste Membranen Zeit und Ort des Hervortretens neuer Wachsthumsrichtungen, also der Anlegung lateraler Sprossungen regelnd beeinflussen werde. Es steht zu vermuthen, dass bei zelligen Pflanzen in minderem Grade eine directe Beziehung der Wachsthumsrichtungen zu ausserhalb der Pflanze thätigen Kräften sich zeigen werde, als bei nackten Protoplasmamassen. Die Bestrebungen der von festeren Membranen umschlossenen wachsenden Massen, neue seitliche Sprossungen zu bilden, werden am Ersten an den Stellen der widerstehenden Umhüllung sich geltend machen, an welchen die Membran im Zustande grösster Dehnbarkeit oder stärksten Flächenwachsthums sich befindet, Zustände von denen vorausgesetzt werden muss, dass sie zusammenfallen (S. 508).

Es ist denkbar, dass die Eigenschaften der Zellmembranen der Aussenfläche der Hauptachse einer gegebenen Pflanzenform, welche in bestimmter Stellung dieser Achse zur Lothlinie, zur Lichtquelle oder zur Richtung irgendwelcher ausserhalb der Pflanze thätiger Kräfte erlangt wurden, und welche Vertheilung und Form der an ihr auftretenden lateralen Bildungen bestimmen, — dass diese Eigenschaften auf an der betreffenden Achse gebildete Nebenachsen, bis zu solchen fernster Ordnung, sowie auf die von dem Pflanzenindividuum sich abtrennenden, entwickelungsfähigen Keime in solcher Vollständigkeit übertragen werden, dass die Gestaltung dieser Achsen höherer Ordnung, dieser Nachkommenschaft derjenigen der Hauptachse (sammt deren nächsten seitlichen Bildungen) der Mutterpflanze ähnlich bleibt, auch wenn die Lagenverhältnisse zur Lothlinie, zur Lichtquelle und zu den Richtungen sonstiger äusserer Einwirkungen sich ändern. Diese Unterstellung dürfte es begreiflich machen, dass im Aufbau der verschiedenen Pflanzenformen, bei aller Mannichfaltigkeit, jene durchgreifende Uebereinstimmung besteht, welche kurz (wenn auch nicht erschöpfend) als Orientirung der Auszweigung zur Lothlinie oder zur Einfallsebene der stärksten Beleuchtung bezeichnet werden mag (vgl. S. 578).

Ich bin in den vorstehenden Andeutungen weiter auf das Gebiet des blossen Meinens und Vermuthens hinüber gegangen, als dies in der Regel bei Erörterung von Gegenständen der beschreibenden Naturwissenschaften gestattet ist. Die Rechtfertigung zu einem Ausnahmeverfahren finde ich in den Erwägungen, dass ein Gedankengang, selbst wenn er von dem richtigen Wege abweicht, immer noch besser ist als ein gedankenloses Hinnehmen unvermittelt neben einander stehender Thatsachen, und dass eine Frage, vor deren Angriff jeder zurückscheut, nie zur Lösung gelangen wird.

§ 25.

Beeinflussung der Gestaltung von Pflanzentheilen durch in sie eindringende fremde Organismen.

Jeder fremde Körper, der in einen lebenden Theil einer Pflanze eindringt, ruft in der Umgebung der durch ihn verursachten Wunde Wachsthumserschei-

nungen hervor: bei vielzelligen Pflanzen die Bildung von Zellgewebe (Kork) in den Wundflächen im Allgemeinen parallelen Platten; bei in Wachsthum und in Zellvermehrung begriffenen Theilen solcher Gewächse eine örtliche Steigerung des Wachsthums und der Zellvermehrung (so z. B. eine bis in das holzbildende Cambium eines Baumes dringende Wunde). Eine einmalige Verwundung ändert nicht wesentlich die Gestaltung eines fernerhin noch wachsenden Pflanzentheiles, abgesehen von der durch sie geschehenen Zerstörung von Gewebe. Ein bewegungsloser Körper, der in das Innere einer lebenden Pflanze gelangt, bleibt in dem Gewebe derselben eingeschlossen, ohne eine andere Aenderung der Form seiner Einlagerungsstelle zu veranlassen, als die etwa durch sein Volumen bedingte. Ganz anders wirkt das Dasein vieler lebender fremder Organismen im Körperinnern der Pflanzen. Die stetig fortdauernde, immer wiederholte Anregung zu neuen Wachsthumsvorgängen, welche ein solcher Organismus auf die Umgebung seiner Wohnstätte übt, führt zu höchst auffälligen und eigenthümlichen Gestaltungen; zu Gestaltungen welche ohne den Eingriff des fremden Organismus in die Pflanze in der Regel nicht zur Entwickelung gelangen, und die in vielen Fällen eigenartiger, für specifisch differente Organismen verschiedener Natur sind. Drei Reihen solcher Erscheinungen treten besonders hervor: die formenändernde und neue Formen entwickelnde Einwirkung parasitischer Thiere, diejenige parasitischer Pflanzen, und die bei den Vorgängen geschlechtlicher Fortpflanzung überaus häufig stattfindende Einwirkung der männlichen Geschlechtsprodukte (der Pollenkörner und Pollenschläuche, der Spermatozoïden) auf die Umgebung der weiblichen Organe.

Die G a l l e n sind Auswüchse in kräftiger Vegetation stehender Pflanzentheile, welche nur in Folge des Einflusses im Innern oder an der Oberfläche dieser Pflanzentheile lebender Thiere sich bilden: die meisten in Folge der Bewohnung der betreffenden Pflanzentheile durch Larven von Hymenopteren (Gallwespen, Cynipiden) und von Dipteren (Gallmücken, Cecidomyiden), sowie durch die ausgebildeten Thiere und die Larven gewisser Aphiden, wie z. B. Pachypappa C. L. Koch, Pemphigus Koch, Thecabius Koch auf Pappelblättern, Tetraneura ulmi Deg auf Ulmenblättern, Chermes Abietis L. zwischen den Blättern junger Fichtensprossen [1]); auch Räderthiere (S. 77) und Milben geben zur Bildung von Gallen Veranlassung (die letzteren zu derjenigen der Erineum genannten Wucherungen der Blätter, wie sie z. B. bei denen der Weinrebe sehr häufig in Form von nach Oben convexen, auf der concaven Seite stark behaarten Auftreibungen der Blattspreite vorkommen). Es entwickeln sich Gallen sowohl aus jugendlichen, bei normalem Entwickelungsgange zu bedeutendem fernerem Wachsthum bestimmten Gebilden, als auch aus solchen, die ihr normales Wachsthum vollendet haben. Die Gallen sind im Allgemeinen von bestimmter, die von gegebenen Thierarten bewohnten meistens von, für die betreffende Art höchst charakteristischer Gestalt. Gallwespenarten, die einander äusserst ähnlich sind, welche der nämlichen Gattung angehörend nur durch unbedeutende Modificationen der Färbung und Behaarung sich unterscheiden, verursachen die Entwickelung sehr verschieden beschaffener Gallen. Die mechanische Reizung, welche das Thier auf seine Wohnstätte übt, ist

1) C. L. Koch, die Pflanzenläuse, Nürnb. 1857, p. 270 ff.

es nicht allein, welche die Bildung der Gallen hervorbringt. Die im Inneren lebender Pflanzentheile wohnenden Käfer und Schmetterlingsraupen verursachen keine Gestaltänderungen der von ihnen bewohnten Gebilde. Die Borkenkäfer bewirken wohl Zerstörungen, aber keine Deformationen der Rinde der von ihnen heimgesuchten Bäume. Die Raupen der Birnenmotte üben auf die Kernobstfrüchte keinen andern Einfluss, als den einer geringen Beschleunigung der Zeitigung. Die Anwesenheit der blätterminirenden Insectenlarven, z. B. derer der Cecidomyiden, welche Arten der Gattung Phytomyza sind, ist ohne Einfluss auf dir Gestalt der bewohnten Blätter. Die Anregung zu eigenartiger Entwickelung, welche von den gallenhervorrufenden Thieren ausgeht, erstreckt sich in vielen Fällen bis auf Gewebspartieen, die von dem Thiere mehrere Millimeter weit entfernt sind. Dies Alles führt zu dem Schlusse, dass flüssige, die Zellwände auf erhebliche Distanzen durchdringende Ausscheidungen der Thiere auf die Bildung der Gallen wesentlich einwirken.

Die Larven der Cynipiden wohnen stets im Innern des Gewebes der Galle. Das eyerlegende Weibchen bohrt mit dem Legestachel ein relativ tiefes Loch in einen bestimmten Theil der Nährpflanze, und deponirt in dieses das Ey. Der von der ausgekrochenen Larve geübte Reiz wirkt allseitig; die Galle entwickelt sich als geschlossener Hohlkörper,; wenn einzeln stehend, meist von sehr regelmässiger, kugeliger, eyförmiger, kegelförmiger u. s. w. Gestalt. Unregelmässig geformte Gallen kommen dadurch zu Stande, dass mehrere Eyer in naher Nachbarschaft in denselben Pflanzentheil gelegt wurden; die sich entwickelnden Gallen fliessen zu einer mehrfächerigen, sogenannten Schwammgalle zusammen, wobei die zufällige Gruppirung der einzelnen von Larven bewohnten Hohlräume den Umriss der zusammengesetzten Galle bestimmt[1]). So z. B. die so gemeinen, an jungen Eichenzweigen stehenden schwammigen Gallen, welche von den Larven der Teras terminalis bewohnt werden; die von Aulax Sabaudum Hartg. herrührenden Gallen der Inflorescenzachse des Hieracium Sabaudum, die von Aulax Brandtii Ratzeb., Rhodites Rosae Htg., Rh. Eglanteriae Htg. u. a. Arten derselben Gallwespen-Gattung hervorgebrachten zottigen Gallen der Rosen, die sogenannten Bedeguar. Es giebt übrigens auch vielkammrige Gallen von sehr regelmässiger Gestalt, wie z. B. die ellipsoïdische, mit zahlreichen keulenförmigen Protuberanzen dicht besetzte Schwammgalle der Cynips lucida Koll. [2]). Auch von im Innern des Pflanzenkörpers lebenden einzelnen Dipterenlarven bewohnte Gallen zeigen regelmässigste Gestalt und Structur: so die auf der Oberseite von Buchenblättern häufigen eyförmigen, zugespitzten hohlen Gallen der Homonomyia Fagi, deren Wand von einer in einen Kreis gestellten Anzahl von Gefässbündeln durchzogen ist. Vielkammerige Dipterengallen pflegen minder regelmässig gestaltet zu sein; so die von Lasioptera Eryngii, Rubi, Arundinis verursachten Stängelanschwellungen ihrer Nährpflanzen (L. Arund. lebt in Phragmites arundinacea). — Andere Dipterenlarven leben an der Aussenseite der von ihnen bewohnten Pflanzentheile, so z. B. die der Cecidomyia Poae Bosc., welche durch ihre Anwesenheit zwischen der Basis der Blattscheiden und der Halmaussenfläche verschiedener Arten von Poa den Anlass zum Hervorsprossen zahlreicher wurzelähnlicher Bildungen aus der Stängelzone giebt, welcher die Larve ansitzt[3]). — Die gallenbildenden Aphiden leben stets äusserlich an den, in Folge ihrer Anwesenheit wuchernd wachsenden Pflanzenblättern. Die Stellen der Blätter von Ulmen und Pappeln, an welchen im Frühling, bei Beginn der Knospenentfaltung die sogenannten Altmütter sich festsaugen, wachsen sofort stärker in die Breite, nach der oberen Seite des Blattes hin sich wölbend. Bei den

1) Die nachfolgenden Angaben über Gallen der Cynipiden sind entnommen aus Taschenberg, Hymenopteren Deutschlands, Lpz. 1866, p. 137 ff. Die über Cecidomyiden aus Schiner, Fauna Oestreichs, Fliegen, H. 11. 12, p. 312 ff.

2) Abgebildet durch Malpighi: Op. omn. ed. Lugd. Batav. 1.; Taf. zu p. 143, Fig. 52.

3) Prillieux, in Ann. sc. nat. 3. S. 20, p. 191.

Gallen der Pappeln bilden sie eine, meist der Mittelrippe oder dem oberen Theil des Blattstiels ansitzende, blasenförmige Auftreibung, die mit einem äusserst engen Spalt nach der Blattunterseite hin sich öffnet, und von der Altmutter und deren Nachkommenschaft bewohnt ist[1]; die meisten Gallen der Ulmen- und Lindenblätter haben die Form nach unten weit offener Düten, in deren Scheitelwölbung die Parasiten sitzen. Die Erineum genannten Gallen sind ähnliche aber nur sehr flach gewölbte Auftreibungen der Blattflächen.

Die meisten Gallen entwickeln sich aus jugendlichen, noch im lebhaften Wachsthum begriffenen Pflanzentheilen. so alle von Aphiden hervorgebrachten Gallen; so ferner die aus angestochenen Knospen von Quercus schon im Jahre der Anlegung, also eine Vegetationsperiode vor der normalen Entfaltung hervorbrechenden Gallen vieler Cynipiden, z. B. die langgezogen-keulenförmige Galle, welche von Ceroptres clavicornis Htg. herrührt[2], die einer kleinen Eichel ähnlich gestaltete, von einer Cupula-artigen Hülle mit langen Schuppenblättern, die äusserlich wie ein kleiner Fichtenzapfen aussieht, allseitig umschlossene Galle der Cynips fecundatrix Htg.; die im Herbst erscheinenden Gallen der Cynips autumnalis Htg., die bis 2 CM. Durchm. erreichenden, kurzkeuligen, an der Spitze genabelten Gallen der Cynips argentea Htg.[3]. Manche Cynipiden-Gallen entstehen aber auf völlig ausgebildetem, altem Gewebe: aus den äussersten lebenden Schichten der Rinde viele Jahre alter Eichenstämme, in den Rissen der Borke hervortretend, erwachsen die der Cynips conifica und truncicola Htg., ebenso aus den oberirdischen Theilen sehr alter Wurzeln die der C. rhizomae Htg. Aus der Oberseite der ausgewachsenen Eichenblätter, erst im Herbst, erheben sich die Gallen der Biorhiza renum Gir.; die der Biorhiza aptera Htg. stehen vorzugsweise an älteren Theilen dünner Eichenwurzeln[4].

Einander äusserst ähnliche Gallwespen-Formen veranlassen die Entwickelung höchst verschieden gestalteter Gallen. Cynips calycis Burgsd. und C. caput Medusae Htg. sind nur durch Färbung und Behaarung des Abdomen verschieden. Beide legen ihre Eyer in das Gewebe der jungen Cupula von Quercus robur. Die Galle der C. calycis ist ein einseitiger Auswuchs der Cupula, von dick-keulenförmiger Gestalt, mit einzelnen stumpfen Protuberanzen besetzt[5]; die der C. caput Medusae treibt zahlreiche, strahlige, lange, viel verästelte Auswüchse[6]. Auch die linsenförmigen, einzeln stehenden, ziemlich grossen Gallen der Oberseite der Eichenblätter, welche von Neroterus Malpighii herrühren, sind erheblich verschieden von den kleinen, gesellig an ähnlichen Stellen vorkommenden, hemdenknopfförmigen Gallen des N. Reaumurii. Die von verschiedenen Arten der Gattung Rhodites abstammenden Rosengallen sind einander nur wenig ähnlich.

Die schmarotzenden Pflanzen zeigen eine ähnliche Verschiedenheit der Einwirkung auf die Gestalt der von ihnen bewohnten Gewächse, wie die thierischen Parasiten. Manche Schmarotzerpflanzen ändern in keiner Weise die äussere Form der Theile der Nährpflanze, in welche ihre Saugorgane eingedrungen sind: so unter den wenigzelligen Cystopus Portulaceae, die Uredo- und die Teleutosporen-fructification der meisten Uredineen; unter den Gefässpflanzen Cuscuta; während Cystopus candidus, die Aecidien-Fructification vieler Uredineen (z. B. die des Aecidium der Puccinia graminis auf Berberis, diejenige des Podisoma — die sogenannten Roestelien — auf Pyrus und Sorbus), die Loranthaceen (besonders Myzodendron), die Balanophoreen, Cytineen und Orobancheen beträchtliche, oft

1) C. L. Koch, a. a. O. p. 271.
2) Abgebildet in Malpighi, Op. omn., ed. Lugd. Batav., 1.; Taf. zu p. 121, Fig. 44.
3) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 123, Fig. 48. 49.
4) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 126, Fig. 65.
5) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 124, Fig. 57.
6) Abgebildet ebend. Taf. zu p. 119, Fig. 34.

charakteristisch gestaltete, Wucherungen des Gewebes derjenigen Theile der Nährpflanze hervorrufen, an oder in denen sie wohnen.

Es hat Reissek bereits im Jahre 1843 gezeigt[1]), dass die Formenänderungen, welche Infloresccnz und gelegentlich auch Einzelblüthen des Thesium intermedium Schrad. dadurch erleiden, dass die blühenden Sprossen von dem Aecidium Thesii Desv. befallen werden, in vielen Stücken den regelmässig bei anderen Santalaceen vorkommenden Gestaltungen gleichen. Die Inflorescenz erhält die Gestaltung derjenigen des capenser Thesium paniculatum L., oder der Osyris alba L. Eine Blüthe, mit verkümmertem Pistill, sehr kurzen Filamenten, nicht gezähnten Perigonialblättern, glich fast vollständig einer männlichen Blüthe der Leptomeria acida R. Br. [2]). Es ist wohl denkbar, dass eine durch viele Generationen fortgesetzte, regelmässig oder sehr häufig eintretende derartige Beeinflussung durch Parasiten dahin führe, hervorgerufene Modificationen des Entwickelungsganges der Art erblich zu machen, dass sie fürderhin auch eintreten, wenn der schmarotzende Organismus nicht mehr auf der betreffenden Pflanze sich einstellt.

Eine mächtige Wirkung auf die Gestaltung der den weiblichen Fortpflanzungsorganen benachbarten Theile übt bei sehr vielen Pflanzen der Contact der Träger der befruchtenden Kraft, der Pollenzellen oder Pollenschläuche, beziehendlich der Spermatozoïden der nämlichen oder einer ähnlichen Pflanzenform. Nicht allein die dem Produkt der geschlechtlichen Zeugung nächst benachbarten Gebilde, auch ihm ferner gelegene werden bei höheren Kryptogamen und Phanerogamen in solcher Weise zu bestimmter Weiterentwickelung angeregt. Die Reihe der Fälle ist lang, in welchen es zur vollen Ausbildung der weiblichen Fortpflanzungsorgane von Phanerogamen bis zu derjenigen Entwickelungsstufe, auf welcher die Zeugung erfolgt, des vorgängigen Contacts von Theilen der noch jugendlichen weiblichen Geschlechtswerkzeuge mit dem Pollen der nämlichen oder einer sehr ähnlichen Pflanzenart unbedingt bedarf. So z. B. wird nie ein Eyweisskörper mit Corpusculis entwickelt, wenn die Bestäubung der Ovula von Taxus baccata oder von Juniperus communis unterblieb; die Ausbildung der basilaren Partie der Karpelle von Corylus und Quercus zum Fruchtknoten, die Entwickelung von Eychen in diesen Fruchtknoten erfolgt nur dann, wenn die Narben bestäubt wurden; die Ausbildung der Ovula der Orchideen bis zur Geschlechtsreife bleibt unvollendet, wenn die Bestäubung unterblieb. Fremder Pollen, von ähnlichen Species genommen, kann unter Umständen den der eigenen Art in diesen Beziehungen vertreten, selbst wenn er zur Erzeugung eines keimfähigen Embryo nicht fähig ist[3]).

Es giebt den angeführten Beispielen nahe verwandte Pflanzenformen, bei welchen die Entwickelung der weiblichen Fortpflanzungsorgane bis zu der, erst lange nach der Bestäubung eintretenden vollen Geschlechtsreife auch dann fortgeführt wird, wenn die Bestäubung nicht erfolgte. Das schlagendste Beispiel geben die Cycadeen. In den Gewächshäusern der europäischen Gärten kommen die weiblichen Inflorescenzen der Cycadeen ganz in der Regel zur vollen Ausbildung der Eyweisskörper und Corpuscula[4]), selbst zur anscheinenden Reifung der (selbstverständlich embryonenlosen) Samen, auch wenn keine Bestäubung durch

---

1) Linnaea, 17 Bd. p. 641. — 2) a. a. O. p. 650. — 3) Näheres im 3. Bande dieses Buchs. — 4) Gottsche, Bot. Zeit. 1845, p. 511.

den Pollen der gleichen, oder irgend einer Form der durchweges aus diöcischen Pflanzen bestehenden Familie erfolgte; ein Verhältniss, welches Vermuthungen hervorrufen mag, die den in Bezug auf Thesium S. 637 ausgesprochenen analog sind.

Fremder Blüthenstaub wirkt bei der Anregung der Fortentwickelung der weiblichen Geschlechtsorgane einer gegebenen Pflanzenart zu Frucht und Samen dem eigenartigen Pollen zwar ähnlich, aber nicht gleich. Die Eigenschaften der Embryonen sind bei Bastardbefruchtungen gemeinhin sehr merklich modificirt durch Ersetzung eines Theiles der Eigenthümlichkeiten der mütterlichen Pflanze durch solche der väterlichen. Die Hüllen der Embryonen, die Samenschalen, die Früchte, zeigen in der Regel keine merkliche Beeinflussung durch die Fremdbestäubung. Doch kann in einigen Fällen eine solche Beeinflussung nachgewiesen werden [1]. Es ist denkbar, dass eine mit der Eigenbestäubung dauernd concurrirende Fremdbestäubung, ohne direct an der Zeugung der Embryonen betheiligt zu sein, doch die Eigenschaften derselben, oder die der Früchte in geringem Grade erblich dauernd modificiren könne.

§ 26.

Beeinflussung der Gestaltung wachsender Pflanzentheile durch die Anordnung ihnen benachbarter Sprossungen des nämlichen Pflanzenkörpers.

Der Entstehungsort neuer seitlicher Sprossungen eines Pflanzentheils, welcher solche Sprossungen in der nächsten Nachbarschaft bereits vorhandener hervorbringt, steht nachweislich in bestimmter Beziehung zur Anordnung der zuvor gebildeten Blätter oder Zweige (§ 11). Somit wird die Form des ganzen Pflanzenkörpers in sehr entschiedener Weise beeinflusst durch die Stellung seiner in den früheren Stadien des Wachsthums gebildeten seitlichen Sprossungen; und in vielen Fällen ist diese Beeinflussung der Anordnung der neuen Sprossungen durch die Gruppirung der bereits vorhandenen die allein maassgebende. Anders aber verhält es sich mit der Weiterentwickelung der als abgegliederte Theile des Pflanzenkörpers sich darstellenden Einzelsprossungen. Obwohl diese in sehr vielen Fällen während des Jugendzustandes in umhüllende Gebilde aufs Engste eingepresst sind, so kann doch kein Beispiel mit Sicherheit genannt werden, welches darthäte, dass durch diese Einpressung in Hüllen von bestimmter Form die Gestaltung einer sich entwickelnden Knospe, eines sich entwickelnden Blattes in irgend wesentlicher Weise beeinflusst würde. Der mechanische Druck, welchen ein in engen Hüllen rasch wachsendes Gebilde, eine beblätterte Knospe erfährt, kann Verschiebungen der Blattmedianen, Abplattung des Complexes der Blätter hervorrufen, so z. B. bei lateralen Laubknospen von Gräsern, von Celtis (vergleiche die Abbildungen 176 und 180, S. 589 und 595); die Pressung der umhüllenden Theile kann auf den umhüllten tiefe Einprägungen zurücklassen (die entfalteten Blätter von Agave tragen auf ihren Rückenflächen die Eindrücke der Seitenränder der sie in früherer Knospenlage gedeckt habenden Blätter; der Sporn des vorderen Kronenblatts der Viola Riviniana Rchb. den Eindruck des Blüthen-

[1] Auch hierüber wird im 3. Bande Weiteres beigebracht werden.

stiels, an welchen der Sporn auf früherm Knospenzustande angepresst war); die von Knospenschuppen oder Stipulen umschlossenen Spreiten junger Blätter werden durch die enge Einhüllung zu mannichfaltigen Rollungen und Faltungen veranlasst (S. 542); — aber selbst bei derartigen Vorgängen sind eigenartige Wachsthumserscheinungen der eingeschlossenen Bildungen maassgebend betheiligt; und die durch die Pressung der benachbarten Gebilde auf die wachsende Knospe, das wachsende Blatt geübte Modification der Gestaltung ist entweder rasch vorübergehend, oder wenn bleibend ganz unerheblich. Die abgegliederten Sprossungen des Pflanzenkörpers erlangen ihre definitive Form im Allgemeinen durch Wachsthumsvorgänge, welche selbstständig, nicht beeinflusst und geregelt durch den Contact und den Druck der im Knospenzustande an die betreffende Sprossung gränzenden Gebilde verlaufen.

Es liegen Andeutungen dafür vor, dass ein sehr erheblicher Einfluss auf die Form der sich entwickelnden Pflanzentheile durch das Medium geübt wird, in welchem die Pflanzen wachsen. In auffälligster Weise sind z. B. die Blätter des Potamogeton heterophyllus, des Ranunculus aquatilis, der Cabomba Caroliniana Gray., welche unter dem Druck einer hohen Wassersäule sich entwickelten, von denjenigen verschieden, welche nahe an oder auf der Oberfläche des Wassers sich ausbildeten. Minder beträchtliche, aber analoge Differenzen zeigen die Blätter der Callitriche, der Hottonia und anderer Wasserpflanzen. Die Formen der in fliessendem Wasser entwickelten Stängelglieder und Blätter oder Blattabschnitte mancher Wasserpflanzen, z. B. der Wasserranunkeln, sind durch beträchtliche Streckung im Sinne der Stromrichtung von denen in stehenden Gewässern gewachsener Individuen derselben oder ähnlicher Pflanzenformen ausgezeichnet. Dieser verwickelte Gegenstand ist bisher noch nicht einer eingehenden Untersuchung unterworfen worden. Es ist fraglich, ob die Modification des Entwickelungsganges, welche im Gegensatz zu den tief unter dem Wasserspiegel angelegten Blättern an den der Oberfläche nahe gebildeten eintritt, durch Abnahme des hydrostatischen Druckes, oder durch den Zutritt sämmtlicher oder beinahe sämmtlicher Strahlen des Sonnenlichts hervorgerufen wird; fraglich, ob nicht in vielen der einschlägigen Fälle nur der fortschreitende Gang der Metamorphose zur Erscheinung kommt. Aehnliche Fragen erheben sich in Bezug auf die Abweichung des Entwickelungsgangs der unter dem Boden, also bei Lichtausschluss, angelegten Blätter vieler Stauden, und der im Lichte entwickelten Blätter desselben Sprosses. Es liegt hier ein weites, bisher aber noch kaum betretenes Feld der experimentirenden Untersuchung offen.

Es möge erlaubt sein, zum Schlusse dieser Erörterungen einige Muthmaassungen auszusprechen über den wahrscheinlichen Gang der Aenderung der Formen, welche ein pflanzlicher Organismus einhalten mag, welcher vom einfachsten Baue und von primitivster Gestaltung zu complicirter Structur oder zu einer Gestaltung fortschreitet, die von äusseren Einwirkungen bestimmt und ihnen angepasst ist. Eine aus der Einzelligkeit zur Mehrzelligkeit (S. 578), aus der linearen Gestalt zur dendritisch verzweigten übergegangene Pflanze wird aller Wahrscheinlichkeit nach ihre in Bezug auf die bevorzugteste Wachsthumsrichtung, die Hauptachse, lateralen Sprossungen zunächst nach vielen zu dieser Achse radialen Richtungen entwickeln. Ihre Seitenachsen, ihre Blätter werden nach drei oder mehr Richtungen von einander divergiren, wenn ihre Hauptachse dem Zuge der

Schwerkraft entgegen emporstrebt. Die seitlichen Sprossungen werden, wenn mehrere gleichzeitig auftreten, in drei- und mehrgliedrigen Wirteln, wenn sie in rascher Succession einander folgen, in kleinen Divergenzwinkeln, wenn zwischen der Anlegung zweier consecutiver Sprossungen ein längerer Zeitraum verfliesst, in Divergenzwinkeln stehen, die wenig grösser sind, als $^1/_3$. Auf die Seitenachsen wird sich zunächst die Anordnung seitlicher Sprossungen übertragen, welche an der Hauptachse besteht. Für diese Voraussetzungen spricht auch die Beschaffenheit der grossen Mehrzahl der erhaltenen älteren pflanzlichen Reste. Die Gefässkryptogamen der Steinkohlenperiode zeigen fast durchgehends eine Beblätterung, welche jenen Voraussetzungen entspricht. Es ist mir wahrscheinlich, dass erst allmälig, im Laufe vieljähriger Entwickelung, die Beeinflussungen durch äussere Kräfte eintraten und erblich wurden, welche dahin führen, dass das Wachsthum gegen den Horizont geneigter Sprossungen vorzugsweise in Richtungen erfolgt, welche zur Lothlinie orientirt sind, oder welche zur Richtung der intensivsten Beleuchtung senkrecht sind. Die Entwickelung der Blattflächen in zur tragenden Achse tangentalen Ebenen, die zweizeilige Anordnung der seitlichen Abschnitte gefiederter Blätter, die gleiche Stellung der Blätter von der Lothlinie divergirender Sprossen von Pflanzen, deren verticale Sprossen drei- und mehrzeilig beblättert sind; — diese und verwandte Erscheinungen halte ich für relativ spät zur Geltung gekommene Folgen der Thätigkeit von Agentien, welche auf einzelne Gewächse noch jetzt, wie der Versuch zeigt, in maassgebender und analoger Weise formenbestimmend einwirken.

Verzeichniss der Pflanzennamen.

Druckfehler.

Seite 406	Zeile	12	von	unten	lies	»chlorophylllosen« statt: chlorophyllosen.
» 411	»	26	»	»	»	»Bezug auf« statt: Bezu gauf.
» 411	»	7	»	»	»	»cereale« statt: cereate.
» 413	»	14	»	oben	»	»Schrägwand« statt: Schrägenwand.
» 413	»	13	»	unten	»	»beiden neuen« statt: bei denneuen.
» 417	»	2	»	»	»	»ein« statt: im.
» 417	»	1	»	»	»	»länger« statt: längerer.
» 420	»	17	»	oben	»	»major).« statt: major.
» 421	»	21	»	»	»	»schwacher« statt: schwach.
» 424	»	6	»	»	»	»Achsenscheitel« statt: Aschenscheitel.
» 429	»	20	»	»	»	»megalocarpus« statt: megalacarpus.
» 433	»	1	»	»	»	»gleichzeitig« statt: gleichezitig.
» 433	»	5	»	»	»	»liegende« statt: liegenden.
» 433	»	15	»	unten	»	»einer« statt: eine.
» 436	»	12	»	oben	»	»Molinia« statt: Molinea.
» 436	»	11	»	unten	»	»dabei« statt: debei.

Seite 461 Zeile 7 von oben lies »Karpelle« statt: Karpella.
» 472 » 21 » oben » »der« statt: dem.
» 473 » 11 » unten » »californica« statt: california.
» 483 » 4 » » » »zukehrenden« statt: zukehrender.
» 491 » 16 » oben » »sphärischen« statt: sphärischem.
» 494 » 17 » » » »geordnete« statt: geordnote.
» 495 » 3 » » » »eines« statt: einer.
» 500 » 6 » » » »häufig« statt: haufig.
» 503 » 24 » oben » »blättertragenden« statt: blättertragendenen.
» 504 » 8 » » » »vor das« statt: vor dem.
» 506 » 3 » unten » »Bf.« statt: Bl.
» 506 » 7 » oben » »der Achsel« statt: den Achseln.
» 507 Fig. 142 ist umzuwenden, so dass die untere Seite der Figur zur oberen wird.
» 510 Zeile 8 von unten lies »BC« statt: AC.
» 511 » 15 » » » »frühester« statt: früherster.
» 518 » 10 » oben » »der« statt: die.
» 522 » 6 » » » »Form, die« statt: Form die.
» 522 » 6 » unten schalte ein hinter Stipulae »gelegenen Lücke«.
» 525 Fig. 154 stellt eine Knospe von Acacia longifolia, nicht von Platanus dar.
» 526 Zeile 22 von oben lies »einer oder zwei« statt: zwei oder drei.
» 535 » 5 » unten » »Seite« statt: Fig.
» 538 » 9 » » » »ganz« statt: gang.
» 554 » 14 » » » »derselben« statt: desselben.
» 559 » 17 » oben » »ausgerüsteter« statt: ausgerüsteten.
» 563 » 10 » unten » »ist« statt: sind.
» 567 » 16 » oben » »welchem« statt: welcher.
» 577 » 10 » » » »stattfindender« statt: stattfindenden.
» 598 » 3 » unten » »der« statt: der der.
» 606 » 3 » oben » »dass« statt: dsss.
» 606 » 17 » » schalte ein »Blätter« nach: chlorophylllosen.
» 607 » 8 » » lies »Blattform« statt: Blattformen.
» 608 füge folgende Anmerkung hinzu: Celtis, Ulmus, Fagus und Carpinus zeigen analoge Unterschiede der Beblätterung der embryonalen Achse und der Seitenachsen derselben. Döll, Flora von Baden, 2, p. 537.
» 608 Zeile 12 von unten liess »hebt an« statt: hebt.
» 611 » 21 » » » »stellenweise« statt: stellenweis.
» 617 » 19 » oben » »dem ersten« statt: den ersten.
» 620 » 7 » unten » »Portulaccaceen« statt: Protulacaceen.
» 621 » 7 » oben » »Menispermeen« statt: Menispermen.
» 621 » 27 » » » »Eychen« statt: Eychen,.
» 622 » 9 » » » »Archegonienmündung« statt: Archegonienendung.
» 622 » 11 » » » »liegende« statt: liegenden.
» 628 » 21 » unten » »cambialen« statt: cambrialen.